

Pr 3835

Mars-Juin 1992
Trimestriel

Fascicule 1-2
Tome 23

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

25 AOUT 1992



ISSN 0395-7217

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

Revue de la Société Française d'écologie

Directeur de la Publication : Professeur Patrick BLANDIN
Muséum National d'Histoire Naturelle - Laboratoire d'écologie générale
91800 - BRUNOY (France) - Tél. 60.46.48.51 - Fax. 60.46.57.19

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

BUREAU POUR L'ANNÉE 1992

Président :

F. RAMADE, Laboratoire d'Ecologie et de Zoologie, Université de Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay Cedex.
Tél. : 69.41.78.96 et Fax. : 60.19.10.12.

Vice-Présidents :

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille.
Tél. : 91.04.16.33 et Fax. : 91.04.16.35

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.
Tél. : 44.27.65.20

Présidents honoraires :

P. GRISON, M. LAMOTTE, G. LEMEE, P. OZENDA, G. RICOU, J.A. RIOUX.

Secrétaire Général :

P. JOUVENTIN, C.E.B.C. - C.N.R.S., Villiers en Bois, 79360 Beauvoir sur Niort.
Tél. : 49.09.61.11 et Fax. : 49.09.65.26

Secrétaire Général adjoint :

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16 rue Claude Bernard, 75231 Paris Cedex 05.
Tél. : 43.31.49.65 et Fax. : 43.31.83.82

Trésorière :

E. GARNIER-ZARLI, Laboratoire de Biologie des Soix et des Eaux, Université Paris XII, 94000 Créteil.
Tél. : 48.38.91.44 (poste 25.06 et 24.93).

Trésorier adjoint :

H. MAURIN, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
Tél. : 40.79.32.74 et Fax. : 43.36.13.39.

CONSEIL POUR L'ANNÉE 1990

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

D. BELLAN-SANTINI, (adresse ci-dessus).

G. BONIN, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, Centre St-Jérôme, Université de Provence, avenue E. Normandie-Niemen, 13397 Marseille Cedex. Tél. : 91.28.84.37 et Fax. : 91.02.05.50

F. BOURLIÈRE, Professeur Honoraire de l'Université, 15 avenue de Tourville, 75007 Paris. Tél. : 45.51.44.83

A. CANARD, Laboratoire de Zoologie et Ecophysiologie, Université de Rennes I, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex. Tél. : 99.28.61.56

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénécourt, 77300 Fontainebleau. Tél. : 64.22.37.40 et Fax. : 60.60.42.83

Y. CARTON, Laboratoire de Biologie et Génétique Évolutive, C.N.R.S., 91198 Gif-sur-Yvette. Tél. : 69.82.37.11

J.-J. CORRE, Laboratoire de Systématique et de Géobotanique Méditerranéenne, Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonet, 34060 Montpellier Cedex. Tél. : 67.63.17.93

M. ECHAUBARD, (adresse ci-dessus).

B. ELKAIM, (adresse ci-dessus).

B. FROCHOT, Université de Bourgogne, B.P. 138, 21004 Dijon.
Tél. : 80.39.62.41

P. GILLET, Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie Marine, 3 place André Leroy, B.P. 808, 49005 Angers Cedex.

C. GIRARD, Laboratoire de Botanique-Ecologie Végétale, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 78850 Thiverval-Grignon. Tél. : 30.81.54.26 et Fax. : 30.81.53.27

O. GUELORGUET, Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex. Tél. : 67.63.91.44

C. JEANSON, Laboratoire d'Ecologie Générale, M.N.H.N., 4 avenue du Petit Château, 91800 Brunoy. Tél. : 60.46.48.51 (poste 316) et Fax. : 60.46.57.19

P. JOUVENTIN, (adresse ci-dessus).

P. JULVE, Station Internationale de Phytosociologie, Haendries, 59270 Bailleul. Tél. : 28.49.00.83

P. LAGAUTERIE, D.J.R.E.N. Haute Normandie, Immeuble Blaise Pascal, 22 place Gadeau de Kerville, 76100 Rouen. Tél. : 35.72.44.33

A. LACOSTE, Laboratoire de Biologie Végétale, Université de Paris-Sud, Bât. 362, 91405 Orsay Cedex.

J.-J. LAZARE, Centre d'Ecologie Montagnarde de Gabas, 64440 Laruns. Tél. : 59.05.32.11

H. MAURIN, (adresse ci-dessus).

G. PAUTOU, Botanique et Biologie Végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex. Tél. : 76.51.46.00

F. RAMADE, (adresse ci-dessus).

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble Cedex. Tél. : 76.51.46.80 et Fax. : 76.51.48.48

P. TESTARD, Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Géologie appliquée, 4 place Jussieu, 75005 Paris. Tél. : 44.27.51.34

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand. Tél. : 99.07.81.81.

Pr 3835

Trimestriel
Mars-Juin 1992

Tome 23
fascicule 1-2



BULLETIN D'ÉCOLOGIE

Bibliothèque Centrale Muséum



3 0001 00041560 3

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— TOME 23 - N° 1-2 —

Mars-Juin 1992

Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1918-1990)	3
J.-P. PELTIER, A. EL ABOUDI, G. CARLIER & B. DOCHE.— Potentiel hydrique et conductance stomatique des feuilles d' <i>Argania spinosa</i> (L.) Skeels en début et au cours de la saison sèche dans le Souss (Maroc occidental).	5
J. BRUNHES & Ch. DUFOUR.— Études structurales et dynamiques sur les écosystèmes de tourbières acides : III - Le peuplement des Tipulides (Diptera, Tipulidae)	17
G. THOMASSON & M. THOMASSON.— La végétation des sols récents dans le sud-ouest malgache : exemple de Tuléar. Généralités et méthodes. I- La série des alluvions fluviales.	27
A. BUTTLER.— Hydrochimie des nappes des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel.	35
J. MATSAKIS, G.M. TSIOURLIS, M. KARAMAOUNA, A. LEGAKIS, L. PARASCHI, P. BLANDIN & M. LAMOTTE.— Étude d'un écosystème de maquis à <i>Juniperus phanicea</i> L. (Naxos, Cyclades, Grèce) : présentation générale.	49
G. M. TSIOURLIS.— Étude d'un écosystème de maquis à <i>Juniperus phanicea</i> L. (Naxos, Cyclades, Grèce) : phytomasse et nécromasse épigées.	59
G. M. TSIOURLIS.— Étude d'un écosystème de maquis à <i>Juniperus phanicea</i> L. (Naxos, Cyclades, Grèce) : structure spatiale et phytomasse des appareils racinaires.	71
J.-P. THEURILLAT.— L'analyse du paysage végétal en symphytocœnologie : ses niveaux et leurs domaines vitaux.	83
F. BUREL, J. BAUDRY, Ph. CLERGEAU, P. CONSTANT & M.-C. EYBERT.— Approche spatiale des phénomènes écologiques : échelles et hiérarchies.	93
M. Aziz EL AGBANI, M. DAKKI & M. BOURNAUD.— Étude typologique du Bou Regreg (Maroc) : les milieux aquatiques et leurs peuplements en macroinvertébrés.	103
Analyse d'ouvrages.	115
Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1918-1990)	3
J.-P. PELTIER, A. EL ABOUDI, G. CARLIER & B. DOCHE.— Water potential and stomatal conductance of <i>Argania spinosa</i> (L.) Skeels leaves at the beginning of and during the dry season in Souss (Western Morocco).	5
J. BRUNHES & Ch. DUFOUR.— Structural and dynamical studies of acid peat-pog ecosystems. III The populations of Tipulids (Diptera, Tipulidae).	17
G. THOMASSON & M. THOMASSON.— The vegetation of recent soils of the South West of Madagascar : Example of Tuléar. Generalities and methods. I. Succession of fluvialite alluvial deposits.	27
A. BUTTLER.— Hydrochemistry of the groundwater in the wet meadows of the south shore of Lake Neuchâtel (Switzerland).	47
J. MATSAKIS, G.M. TSIOURLIS, M. KARAMAOUNA, A. LEGAKIS, L. PARASCHI, P. BLANDIN & M. LAMOTTE.— Study of a <i>Juniperus phanicea</i> L. matorral ecosystem (Naxos, Cyclades, Greece) : general survey.	49
G. M. TSIOURLIS.— Study of a <i>Juniperus phanicea</i> L. matorral ecosystem (Naxos, Cyclades, Greece) : aboveground phytomass and necromass.	59
G. M. TSIOURLIS.— Study of <i>Juniperus phanicea</i> matorral ecosystem (Naxos, Cyclades, Greece) : spatial distribution and phytomass of roots.	71
J.-P. THEURILLAT.— The analysis of vegetation landscape in symphytocœnologie : its levels and spatial areas.	83
F. BUREL, J. BAUDRY, Ph. CLERGEAU, P. CONSTANT & M.-C. EYBERT.— Spatial analysis of ecological processes : hierarchies and scales.	93
M. Aziz EL AGBANI, M. DAKKI & M. BOURNAUD.— Typological study of the Bou Regreg (Morocco) : the aquatic macroinvertebrate communities and their environment.	103
Review.	115

Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE †

1918 - 1990

Le Professeur Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE s'est éteint le 2 octobre 1990 dans sa soixante-troisième année. L'Écologie française a perdu avec lui l'un de ses pionniers. Sa carrière scientifique fut riche et diversifiée, ce qui a incontestablement contribué à son ample vision du champ de l'écologie. Après sa licence obtenue en 1940 à la Faculté des Sciences de Paris, il travailla à Roscoff jusqu'en 1944, puis au Muséum National d'Histoire Naturelle, d'abord au Laboratoire d'Entomologie (1944-1947), ensuite au Laboratoire des Vers et Crustacés, où il fut Assistant jusqu'en 1949. De 1949 à 1960, il fut Sous-Directeur du Laboratoire Arago à Banyuls-sur-mer. Nommé Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy, en Zoologie, il n'y resta que trois ans, car il fut nommé en 1963 Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle, titulaire de la Chaire d'Écologie générale, qu'il dirigea jusqu'à sa retraite, en 1986. Aux premières étapes de sa carrière, Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE fut à l'école de grands noms de la Zoologie française : il se reconnaissait pour Maîtres Charles PEREZ, Georges TEISSIER, Pierre DRACH, Louis FAGE, René JEANNEL, Pierre-Paul GRASSÉ et Albert VANDEL. De fait, Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE fut fondamentalement un zoologiste et un biologiste. Dans un texte inédit où il livrait quelques réflexions sur ses activités scientifiques, il écrivait en effet : « La définition des unités est fondamentale aussi bien en physique qu'en physico-chimie. Il en est de même en histoire naturelle. Les espèces doivent être connues sur le plan systématique, mais aussi sur le plan de leurs relations avec leur milieu ou leurs milieux. Cela suppose une bonne connaissance des constantes biologiques de chaque espèce pour la différencier de ses proches : sexualité, comportement dans le temps, récepteurs sensoriels, compétition, etc ». Cette conception a sous-tendu toutes les recherches de Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE, et tout d'abord en écologie du sol. Sa thèse, soutenue en 1950 et publiée en 1951 dans un supplément de la revue *Vie et Milieu*, était une étude comparative de la microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Elle attirait l'attention sur l'intérêt des Collemboles comme modèles pour mieux comprendre les rôles de la faune dans la vie des sols et dans les processus de transformation de la matière organique ; mais comprendre finement ces rôles supposait que les espèces

soient distinguées et que leurs caractéristiques biologiques et écologiques soient dégagées avec la plus grande précision possible. Cela justifiait le développement de travaux de systématique, de biologie et d'écophysiologie des Collemboles, dont on sait l'importance qu'ils ont pris au Laboratoire d'Écologie Générale, où s'est notamment constituée la plus importante collection mondiale de Collemboles. Mais Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE a aussi développé des recherches en biologie marine, avec des études sur les Copépodes parasites de Poissons, et surtout avec de nombreux travaux sur le meiobenthos et les faunes interstitielles. Son goût pour les approches comparatives le conduisit également à s'intéresser au monde souterrain, et un ouvrage de plus de 700 pages, intitulé « Biologie des eaux souterraines, littorales et continentales », est venu en 1960 offrir une synthèse de ces approches multiples, la comparaison de lignées anciennement différenciées dans ces milieux étant particulièrement enrichissante. Cela le conduisit logiquement à la direction du Laboratoire souterrain du C.N.R.S. Par ailleurs, la série qu'il fit paraître aux Éditions du C.N.R.S. sous le titre « Biologie de l'Amérique australe » témoigne aussi de l'intérêt qu'il portait au continent sud-américain et plus particulièrement à l'Argentine où il avait tissé de nombreux liens d'amitié dans la communauté scientifique.

Installé en 1963 au Muséum, Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE développa considérablement le Laboratoire d'Écologie générale, qui avait été créé en 1955 (sous le titre « Écologie et Protection de la Nature »), tant du point de vue des installations matérielles que des orientations de recherche. Si une part importante des activités du Laboratoire concernait l'Éco-éthologie des Vertébrés supérieurs des forêts tropicales, Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE s'attacha plus spécialement à l'Écologie du sol, dans la logique de ses travaux de thèse. Avec le soutien du C.N.R.S., une Recherche Coopérative sur Programme fut engagée avec d'autres laboratoires, en particulier de Nancy et de Montpellier. Dans ce cadre, de nombreux résultats furent acquis et la Biologie du sol, qui avait été introduite au Laboratoire d'Écologie générale par le Professeur Paul RÉMY, prédécesseur de Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE, devint un domaine d'excellence du Muséum, tant du point de vue de la Systématique que de celui de l'Écophysiologie ou encore de celui de la biologie des populations édaphiques.

Zoologiste et écologiste, tel fut Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE, qui n'hésitait pas à s'insurger contre certains « abandons ». Dans un article publié en 1972 dans le *Bulletin d'Écologie*, intitulé « Les zoologistes auraient-ils honte de leur science ? Le point de vue d'un écologiste et d'un zoologiste », il écrivait : « *J'ai pu constater que certains Professeurs, qui étaient précisément payés par l'État français pour assumer l'enseignement et la conservation de la systématique, avaient presque honte de le dire et presque honte de le faire. (...) Cette honte que les zoologistes et les botanistes ont à l'être en tant que tels, est un peu surprenante. Elle n'est pas du tout compatible avec le développement d'une science vraiment moderne et vraiment efficace.* » Propos qui restent d'une brûlante actualité, quand on voit l'état déplorable dans lequel se trouve la Systématique française, alors même que l'on voudrait lancer de vastes programmes sur la biodiversité.

Systématicien, biologiste, écologiste, Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE avait au Muséum la responsabilité d'un laboratoire d'écologie « générale ». Certes, il regrettait que l'aspect « protection de la nature » ne figure plus dans l'intitulé de la Chaire, mais il ne voulait pas dissocier la recherche fondamentale de ses applications. Dans une présentation de son laboratoire qu'il publia en 1969, dans un supplément de la *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, plusieurs passages le montrent clairement, tel celui-ci : « *Si l'on n'oublie pas les nombreuses interactions qui caractérisent les milieux naturels, et si l'on tient compte du fait que la zone d'action du Muséum National est mondiale et non strictement locale, il faut reconnaître que l'Écologie générale débouche, tout naturellement, à chaque pas, sur la conservation de la nature.* ». Et, plus loin : « *Mais il y a aussi, en Écologie Générale, l'aspect humain. L'être et l'environnement, c'est aussi l'homme et l'environnement. (...) Il est impossible de négliger cet aspect de l'Écologie Générale. Science fondamentale, elle est fondamentalement orientée vers l'avenir. L'analyse (aussi précise qu'il est possible) des phénomènes actuels doit être orientée vers un mieux être et un meilleur devenir. Une science de l'environnement qui renierait sa fonction éthique serait une science de pharisiens ! Et nous arrivons tout naturellement à penser qu'une morale moderne qui ne tiendrait pas compte des impératifs de l'écologie serait vouée à l'échec, qu'une sociologie moderne qui ne tiendrait pas compte de l'écologie serait génératrice de troubles profonds, mentaux et sociaux, qu'une esthétique moderne, qui ne tiendrait pas compte de l'écologie serait asociale et non-acceptée, qu'une architecture moderne, ou un urbanisme moderne, non écologiques seraient nuls et non-avenus.* ». On ne peut que saluer cette clairvoyante et courageuse affirmation du rôle social de l'écologie en tant que science, et y voir un appel aux scientifiques pour qu'ils ne se cantonnent pas dans de sereines tours d'ivoire...

Promouvoir l'Écologie générale, Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE s'en fit un devoir, en faisant le choix de développer une politique éditoriale qui permettrait de diffuser le plus largement possible les résultats des scientifiques. C'est ainsi qu'il participa à la création de *Vie et Milieu*, la revue du Laboratoire Arago, qu'il fonda la *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, qu'il fut l'un des fondateurs de *Pedobiologia*... De même, il créa la collection d'ouvrages « *Géobiologie, Écologie, Aménagement* » chez Gauthier-Villars : ce titre souligne la largeur de vues de Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE et sa volonté de ne pas dissocier les disciplines fondamentales de leurs applications. Certes, dans ses propres activités scientifiques, dans les programmes qu'il a animés en écologie du sol, il s'est surtout consacré à des approches fondamentales ; il faut dire aussi que le contexte scientifique du début des années 1970, en France, n'était guère favorable aux recherches appliquées en écologie, pas plus qu'à l'approche interdisciplinaire des problèmes d'environnement. Le passage suivant n'en prend que plus de relief : « *...l'éclatement des anciennes Facultés traditionnelles ne peut être qu'une excellente chose pour les sciences de l'environnement. Naturalistes et géographes par exemple, ou naturalistes et urbanistes auront peut-être plus de chances non seulement de se rencontrer mais de travailler ensemble.* ». C'est en 1970, dans le troisième fascicule du tome 1 du *Bulletin d'Écologie*, que Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE écrivait ces lignes, dans une brève introduction à des articles consacrés à l'enseignement de l'écologie dans l'enseignement supérieur. Il a fallu encore bien des années pour que l'interdisciplinarité soit encouragée...

Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE fut l'un des créateurs de la Société d'Écologie, qu'une assemblée fondatrice décida de mettre en place le 26 octobre 1968, lors d'une séance tenue au Muséum National d'Histoire Naturelle. Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE fut élu Secrétaire Général, poste qu'il occupa jusqu'en 1982. Il assumait de ce fait la fonction de gérant puis de Directeur de la publication du *Bulletin d'Écologie*. Aidé par Roger DAJOZ, l'un de ses collaborateurs du Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum, il fit de cette revue un instrument de diffusion de la recherche écologique française, toujours ouvert à la publication de travaux aussi bien fondamentaux qu'appliqués.

La Société d'Écologie et, plus largement, la communauté scientifique des écologues de langue française doit beaucoup au Professeur DELAMARE DEBOUTTEVILLE. Savant naturaliste, promoteur avec quelques autres de l'écologie scientifique dans notre pays, il doit rester dans nos mémoires.

Patrick BLANDIN

POTENTIEL HYDRIQUE ET CONDUCTANCE STOMATIQUE DES FEUILLES D'ARGANIER (*ARGANIA SPINOSA* (L.) SKEELS) EN DÉBUT ET AU COURS DE LA SAISON SÈCHE DANS LE SOUSS (MAROC OCCIDENTAL)*

Jean-Paul PELTIER¹, Ahmed EL ABOUDI², Georges CARLIER¹, Bernard DOCHE¹

¹Laboratoire de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier (Grenoble I), BP 53 X - 38041 Grenoble Cedex France

²Université Mohamed V - Faculté des Sciences, Département de Biologie, Avenue Ibn Battouta - BP 1014 - Rabat - Maroc

SUMMARY

(original scientific paper)

WATER POTENTIAL AND STOMATAL CONDUCTANCE OF *ARGANIA SPINOSA* (L.) SKEELS LEAVES AT THE BEGINNING OF AND DURING THE DRY SEASON IN SOUSS (WESTERN MOROCCO).

Argania spinosa is an endemic species of south western Morocco. Argan trees are subjected to drought from April to October every year.

This paper describes the leaf water relations (i.e. stomatal conductance G_s , transpiration rate Tr , water potential ψ) of two Argan trees and their relations with the soil water potential, photosynthetic photon flux density, temperature and humidity of air. Measurements were carried out from sunrise to sunset on several days in the spring (beginning of the dry season) and in the summer.

The stomatal conductance G_s responds to the variations of light intensity at sunrise and sunset. A partial closure of stomata occurs round about noon (in spring) or earlier (in summer). Potential factors of this closure are discussed. In spring, this partial closure causes an immediate stabilisation of the leaf water potential at about -3.1 or -3.3 MPa : this is the so-called « complete regulation ». In summer, the day-time closure of stomata is unable to stop the fall of the leaf water potential : the latter may fall below -4.5 MPa. This is the so-called « non-complete regulation ».

The maximal transpiration rate is 0.5 g m⁻² s⁻¹ at the beginning of the dry season, falling to 0.03 g m⁻² s⁻¹ in the course of the season. The Argan-tree is therefore not especially sparing with water. The values of ψ and Tr show a curvilinear and (at least for one tree) hysteresis-affected relationship ; this suggests that water reservoirs exist between the soil and leaves and prevent any excessive fall of ψ during day-time.

The significance of these physiological properties as parts of adaptive strategies is discussed.

KEY WORDS : *Argania spinosa* (L.) Skeels - Morocco - Arid zone - Stomatal conductance - Leaf water potential - Transpiration.

RÉSUMÉ

(travail original)

L'Arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels) est une espèce endémique atlantique du Maroc, soumise à la sécheresse d'avril à octobre.

Les auteurs étudient certains paramètres hydriques foliaires (conductance stomatique G_s , transpiration Tr , potentiel hydrique ψ) de deux arganiers en relation avec le potentiel hydrique du sol, l'éclairement, la température et l'humidité de l'air. Des séries de mesures complètes ont été faites, du lever au coucher du soleil, durant plusieurs journées au printemps (début de saison sèche) et en été.

La conductance stomatique répond aux variations de l'éclairement en début et en fin de journée. Une fermeture partielle des stomates a lieu en milieu de journée (au printemps) ou dans la matinée (en été). Les facteurs de cette fermeture sont discutés.

Au printemps, cette fermeture partielle stabilise aussitôt le ψ au voisinage de -3.1 à -3.3 MPa : la régulation est dite « complète ». En été, la fermeture diurne des stomates ne suffit pas à arrêter la chute du ψ ; celui-ci peut descendre au-dessous de -4.5 MPa : la régulation est « incomplète ».

La transpiration maximale peut atteindre 0.05 g m⁻² s⁻¹ en début de saison sèche et 0.03 g m⁻² s⁻¹ en cours de saison sèche. L'Arganier n'est donc pas particulièrement économe d'eau. La relation entre ψ et Tr est curvilinéaire, et pour l'un des arbres, affectée d'hystérésis, ce qui suggère l'existence de réservoirs d'eau entre le sol et le feuillage, limitant la chute diurne du potentiel.

La signification de ces propriétés physiologiques, en tant qu'éléments de stratégies adaptatives, est étudiée.

MOTS CLÉS : *Argania spinosa* (L.) Skeels - Maroc - Zone aride - Conductance stomatique - Potentiel hydrique foliaire - Transpiration.

ABRÉVIATIONS

ϕ_f : potentiel hydrique foliaire (MPa)
 ϕ_b : potentiel hydrique foliaire de base (MPa)
 ϕ_m : potentiel hydrique foliaire minimal (MPa)
 ϕ_s : potentiel hydrique du sol (équivalent à la charge hydraulique, mais exprimé par convention en MPa)
 Tr : intensité de la transpiration ($g\ m^{-2}\ s^{-1}$)
 G_s : conductance stomatique pour la diffusion de vapeur d'eau ($m\ s^{-1}$)
 G_{smax} : conductance stomatique maximale ($m\ s^{-1}$)
 Q : densité de flux des radiations photosynthétiquement actives ($mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$) mesurée perpendiculairement au limbe d'une feuille
 DPV : déficit de pression de vapeur d'eau de l'atmosphère (kPa)
 hr : humidité relative (%)

INTRODUCTION

L'Arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels, Sapotacées) est le seul arbre endémique caractéristique du Souss (sud-ouest du Maroc). Il fournit à l'économie rurale des ressources appréciables (fourrage, bois, huile, tourteaux) et joue un rôle écologique important (PELTIER, 1982) en limitant l'érosion pendant la saison sèche où l'interruption des cultures laisse le sol à nu.

Le climat du Souss est de type semi-aride à aride accentué (EMBERGER, 1955). Les précipitations (245 mm par an à Agadir) n'ont lieu que d'octobre à avril. L'Arganier conserve la majeure partie de son feuillage durant la saison sèche.

Les végétaux soumis à la contrainte hydrique réagissent par une fermeture des stomates, limitant la transpiration et donc la chute diurne du potentiel hydrique foliaire (LUDLOW, 1980). Suivant le degré et les modalités de ces réponses, les végétaux adaptés à la sécheresse sont réputés pratiquer les stratégies d'évitement ou de tolérance à la déshydratation (LUDLOW, 1989). Les stratégies d'espèces

méditerranéennes (DUNN *et al.*, 1976 ; LÖSCH *et al.*, 1982) et désertiques (NILSEN *et al.*, 1984) ont été élucidées, mais non celle de l'Arganier. Dans un précédent article (PELTIER *et al.*, 1990) ont été publiées les données relatives aux paramètres hydriques de l'Arganier pour le début de la saison sèche (avril) ; l'Arganier n'y semble pas particulièrement économe d'eau.

Dans le présent travail les données précédentes sont comparées avec de nouvelles mesures obtenues, cette fois-ci, en pleine saison sèche ; une interprétation de la stratégie adaptative de l'Arganier vis-à-vis de la sécheresse est proposée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITES D'ÉTUDES

Les arbres étudiés se trouvent dans deux steppes ligneuses arborées, la « forêt » des Hafaïa ($8^{\circ}\ 52'\ W$, $30^{\circ}24'\ N$), proche de Taroudannt, et la « forêt » d'Admine ($9^{\circ}25'\ W$, $30^{\circ}21'\ N$), voisine d'Agadir. Les caractéristiques phytosociologiques, mésoclimatiques et pédologiques de ces formations ont été décrites (PELTIER *et al.*, 1990). La densité est de 50 à 80 arbres à l'hectare ; ils couvrent entre 20 et 30 % de la surface du sol. La hauteur des arbres est de 5 à 8 mètres, le diamètre du tronc (à 1,30 m du sol) de 20 à 35 cm et le houppier, de forme arrondie, a un diamètre de 5,20 à 9,50 m. L'allure des peuplements résulte des opérations sylvicoles : il s'agit à la fois de futaie sur souche et de taillis provenant de recépage. L'âge des arbres est inconnu (la tarière de Pressler ne pénètre pas). Selon BOUDY (1950), la longévité de l'Arganier est en moyenne de 125 à 150 ans et elle ne dépasserait pas 250 ans.

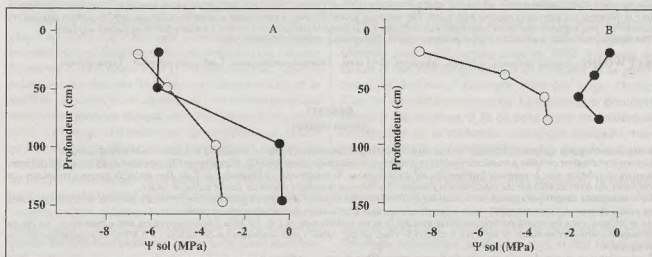


FIG. 1. — Potentiel de l'eau du sol de la « forêt » des Hafaïa (A) et la « forêt » d'Admine (B), au printemps 1988 (●) et en été 1989 (○). Chaque point est la moyenne de quatre (printemps) et cinq (été) mesures.
 Water potentials in the soils of the Hafaïa forest (A) and the Admine « forest » (B) in the spring of 1988 (●) and in the summer of 1989 (○). Each point is the average of four (spring) or five (summer) measurements.

MESURES PHYSIOLOGIQUES

Un seul arbre adulte a fait l'objet de l'étude dans chaque site. Toutes les mesures sont faites sur des feuilles adultes, situées à la périphérie, entre 2,5 et 3 m au dessus du sol, uniquement dans le quadrant sud du houppier. L'estimation de la consommation d'eau de l'arbre entier n'a donc pas été tentée.

Le potentiel hydrique foliaire ψ_f a été mesuré à l'aide d'une chambre à pression (SCHOLANDER *et al.*, 1965). La mesure a été faite dans les deux minutes suivant l'excision de la feuille. La chambre était tapissée d'un papier filtre imbibé d'eau distillée afin d'y maintenir l'humidité au voisinage de la saturation (IKE *et al.*, 1978). La précision de la mesure est estimée à $\pm 0,05$ MPa.

La transpiration et la résistance stomatique ont été mesurées à l'aide d'un poromètre à régime stationnaire LiCOR 1600. La mesure ne concerne que la face abaxiale de la feuille, les essais préliminaires ayant montré que sa résistance était pratiquement égale à celle de l'ensemble de la feuille, calculée selon PALLARDY & KOZLOWSKI (1981). La conductance stomatique, qui est l'inverse de la résistance, est présentée dans les résultats. Immédiatement après la mesure au poromètre la feuille était détachée et placée dans la chambre de pression. Cinq feuilles étaient traitées successivement : les valeurs présentées sont les moyennes. Les mesures étaient faites toutes les heures, 13 à 15 fois au cours de la journée. Dix journées de mesures (quatre en avril 1988 et six en juin-juillet 1989) ont été effectuées. Les heures sont exprimées en temps solaire local, identique au temps universel.

MESURES MICROCLIMATIQUES

Un capteur du rayonnement photosynthétiquement actif Li-COR 190 SB, installé sur le poromètre, a permis de mesurer in situ le flux de photons entre 400 et 700 nm de longueur d'onde, perpendiculairement au limbe, en même temps que la transpiration et la résistance stomatique.

FIG. 2.— Evolution des grandeurs micrométéorologiques (en haut) et physiologiques (en bas) mesurées le 16.IV.1988 sur l'Arganier dans le « forêt » des Hafaia. Tr = transpiration ($\text{mg s}^{-1} \text{m}^{-2}$), ψ_f = potentiel hydrique foliaire (MPa), Gs = conductance stomatique pour la diffusion de vapeur d'eau (mm s^{-1}), T° = température de l'air ($^{\circ}\text{C}$), DPV = déficit de pression de vapeur d'eau de l'air (kPa), Q = éclaircissement ou densité de flux des radiations actives sur la photosynthèse ($\text{mmole (photons) m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Heures en TU.

Diurnal course of the micrometeorological values (top) and of the physiological parameters of Argan-tree (bottom) that were measured in the Hafaia « forest » on April 16th 1988. Tr = transpiration rate ($\text{mg s}^{-1} \text{m}^{-2}$), ψ_f = leaf water potential (MPa), Gs = diffusive stomatal conductance for water vapour (mm s^{-1}), T° = air temperature ($^{\circ}\text{C}$), DPV = water vapour pressure deficit of air (kPa), Q = photon flux density of photosynthetically active radiations ($\text{mmole (photons) m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Hours are given in universal time.

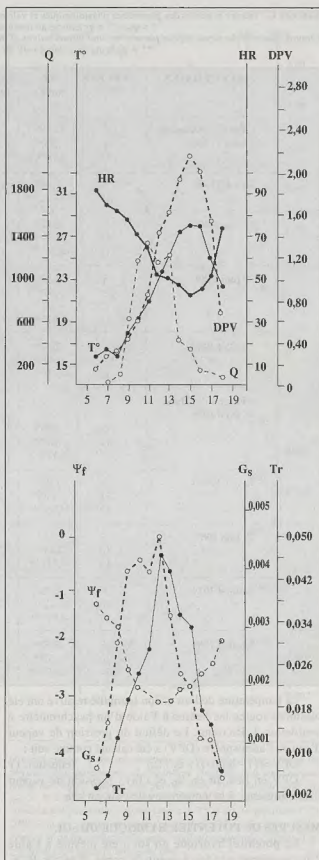


TABLEAU I.- Valeurs extrêmes des paramètres physiologiques et valeurs instantanées des variables microclimatiques qui leur sont associées.

* = ϕ_p ; ** = ϕ_f associé au maximum de la conductance; *** = ϕ_m .
 Upmost values of the physiological parameters and instant values of the microclimatic variables that are associated with the latter. * = ϕ_p ; ** = ϕ_f being associated with the higher conductance; *** = ϕ_m .

SITES ET DATES	HEURES (en TU)	ϕ_f (MPa)	G_{smax} ($m s^{-1}$) $\times 10^{-1}$	TR MAX ($g m^{-2} s^{-1}$)	Q (μmol $m^{-2} s^{-1}$)	T (°C)	DPV (kPa)
« Forêt » d'Admine 14 avril 1988	6	-1,56*	-	-	-	-	-
	8	-2,57**	4,4	0,033	664	20°8	0,98
	13	-3,18***	-	-	1070	27°5	1,83
20 avril 1988	6	-1,74*	-	-	-	-	-
	12	-3,38***	5,1	0,044	978	22°3	0,91
28 juin 1989	5	-2,47*	-	-	-	-	-
	11	-3,95**	3,4	0,041	978	24°0	0,95
	15	-4,17***	-	-	1000	27°1	1,51
30 juin 1989	5	-2,39*	-	-	-	-	-
	9	-3,30**	2,7	-	1433	22°1	0,74
	12	-	-	0,028	1278	25°6	1,38
	13	-4,07***	-	-	1525	26°5	1,46
7 juillet 1989	5	-2,52*	-	-	-	-	-
	8	-3,49**	3	-	285	20°7	0,39
	13	-4,15***	-	0,027	1272	26°4	1,45
« Forêt » des Hafaïa 16 avril 1988	6	-1,36*	-	-	-	-	-
	12	-3,12**	4,6	0,047	1172	23°6	1,43
	13	-3,13***	-	-	1226	25°6	1,64
18 avril 1988	6	-1,28*	-	-	-	-	-
	11	-3,06**	5,5	0,052	892	22°5	1,04
	12	-3,25***	-	-	754	24°6	1,39
29 juin 1989	5	-3,33	-	-	-	-	-
	10	-4,45**	2,2	-	1328	21°0	0,80
	14	-4,81***	-	0,027	1100	29°5	2,11
4 juillet 1989	5	-3,42*	-	-	-	-	-
	10	-4,47**	2,2	-	1151	21°0	0,80
	12	-4,88***	-	0,024	1670	25°4	1,23
6 juillet 1989	5	-3,52*	-	-	-	-	-
	10	-4,67**	2,2	-	1608	24°3	1,22
	14	-4,89***	-	0,027	1180	31°2	2,50

La température de l'air et son humidité relative ont été mesurées toutes les heures à l'aide d'un psychromètre à ventilation J. RICHARD. Le déficit de pression de vapeur d'eau de l'atmosphère (DPV) a été calculé comme suit :

$$DPV = (1 - hr/100) \times e_s(Ta) \quad (\text{équation 1})$$

DPV en kPa, hr en %, $e_s(Ta)$: pression de vapeur d'eau saturante, à la température de l'air, en kPa.

MESURES DU POTENTIEL HYDRIQUE DU SOL

Le potentiel hydrique du sol a été mesuré à l'aide d'hygromètres-sondes à point de rosée WESCOT PCT-

55, enfoncées à 15, 50, 100 et 150 centimètres dans la « forêt » des Hafaïa et à 20, 40, 60 et 80 centimètres dans la « forêt » d'Admine (où les couches plus profondes sont inaccessibles à cause d'une dalle calcaire très dure) et reliés à un microvoltmètre hr-33T. Les sondes ont été placées à deux mètres du tronc de l'arbre et disposées horizontalement pour minimiser les effets du gradient thermique dans le sol (BRUCKLER, 1984). Aucune variation du potentiel hydrique du sol dans le courant d'une journée n'a été enregistrée.

RÉSULTATS

VARIATION DIURNE DES PARAMÈTRES PHYSIOLOGIQUES

Les valeurs extrêmes sont portées sur le tableau I ; les figures 2 à 4 présentent, à titre d'exemples, les variations observées au cours de trois journées (la description détaillée des quatre journées de printemps est donnée par PELTIER *et al.*, 1990).

Au printemps : exemple du 16 avril 1988 (Hafaïa, FIG. 2).

Dans la « forêt » des Hafaïa le sol (FIG. 1a) est très sec en surface, jusqu'à 40 cm, et plus humide en profondeur ; dans la « forêt » d'Admine (FIG. 1b), le profil des potentiels est différent. Les dernières pluies de la région datent des premiers jours du mois de mars, où il est tombé 44 mm dans la « forêt » d'Admine et 18,5 mm dans la « forêt » des Hafaïa. Cependant l'évolution des grandeurs physiologiques dépend surtout des conditions météorologiques.

Par beau temps (FIG. 2) les stomates, presque complètement fermés avant le lever du soleil, s'ouvrent pendant toute la matinée ; la conductance maximale (TAB. I) est atteinte en milieu de journée (4,6 à $5,5 \cdot 10^{-3} \text{ m s}^{-1}$). La transpiration faible ou nulle avant le lever du soleil, atteint son maximum (0,044 à $0,052 \text{ g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en même temps que la conductance : la décroissance qui suit est plus ou moins décalée par rapport à celle de la conductance suivant l'évolution du DPV. Quant au potentiel hydrique foliaire ψ_f , à partir de sa valeur maximale réalisée avant le lever du soleil (potentiel de base), il chute tant que la transpiration augmente et atteint son minimum quand celle-ci est maximale. En fin de journée, la transpiration est revenue à sa valeur initiale, mais non pas le potentiel.

Par temps variable (le 14.IV.88., TAB. I) les stomates peuvent commencer à se fermer bien avant midi ; la conductance et la transpiration maximales sont plus faibles que par beau temps.

En été : exemples du 4 juillet 1989 (Hafaïa, FIG. 3) et du 7 juillet 1989 (Admine, FIG. 4)

Dans les deux stations le sol est nettement plus sec qu'au printemps, surtout en profondeur (FIG. 1a et 1b) : dans la « forêt » des Hafaïa, à -150 cm, ψ_s est passé de -0,3 MPa (avril 1988) à -3,44 MPa (juillet 1989). Les deux journées prises en exemple sont ensoleillées ; le 4 juillet se distingue du 7 par des brumes matinales mais s'avère finalement plus chaud et plus sec.

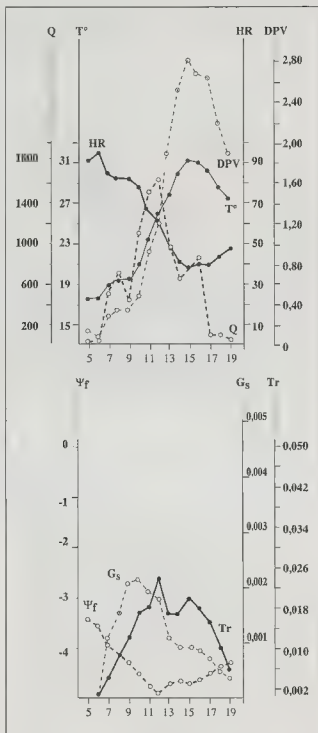


FIG. 3.— Evolution des grandeurs micrométéorologiques (en haut) et physiologiques (en bas) mesurées le 4.VII.1989 sur l'Arganier dans la « forêt » des Hafaïa. Tr = transpiration ($\text{mg s}^{-1} \text{ m}^{-2}$), ψ_f = potentiel hydrique foliaire (MPa), G_s = conductance stomatique pour la diffusion de vapeur d'eau (mm s^{-1}), T° = température de l'air ($^\circ\text{C}$), DPV = déficit de pression de vapeur d'eau de l'air (kPa), Q = éclaircissement ou densité de flux des radiations actives sur la photosynthèse ($\text{mmole (photons) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Heures en TU.

Diurnal course of the micrometeorological values (top) and of the physiological parameters of Argan-tree (bottom) that were measured in the Hafaïa « forest » on July 4th 1989. Tr = transpiration rate ($\text{mg s}^{-1} \text{ m}^{-2}$), ψ_f = leaf water potential (MPa), G_s = diffusive stomatal conductance for water vapour (mm s^{-1}), T° = air temperature ($^\circ\text{C}$), DPV = water vapour pressure deficit of air (kPa), Q = photon flux density of photosynthetically active radiations ($\text{mmole (photons) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Hours are given in universal time

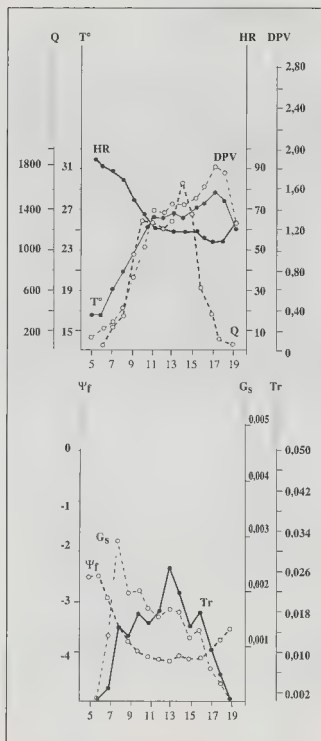


FIG. 4.— Evolution des grandeurs micrométéorologiques (en haut) et physiologiques (en bas) mesurées le 7.VII. 1989 sur l'Arganier dans le « forêt » d'Admine. Tr = transpiration ($\text{mg s}^{-1} \text{m}^{-2}$), Ψ_f = potentiel hydrique foliaire (MPa), G_s = conductance stomatique pour la diffusion de vapeur d'eau (mm s^{-1}), T° = température de l'air ($^\circ\text{C}$), DPV = déficit de pression de vapeur d'eau de l'air (kPa), Q = éclaircissement ou densité de flux des radiations actives sur la photosynthèse ($\text{mmole (photons) m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Heures en TU.

L'évolution des grandeurs physiologiques rappelle celle qui a été observée au printemps, mais en diffère sur les points suivants :

a) Le maximum de conductance est atteint bien avant midi : la fermeture des stomates s'amorce alors que l'éclairement continue à augmenter. La conductance maximale est plus faible qu'au printemps (TAB. I) : elle est comprise dans l'intervalle 2,2 - 3,4 m s^{-1} au lieu de 4,6 - 5,5 m s^{-1} .

b) Le maximum de la transpiration est postérieur de 2 à 5 heures à celui de la conductance (sauf le 28 juin 1989 ; TAB. I) : il se produit en milieu de journée ou même plus tard et coïncide approximativement avec l'éclairement maximum. La transpiration maximale est plus faible qu'au printemps (0,024 - 0,041 $\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$ contre 0,033 - 0,052 $\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mais ne diffère pas nettement entre les arbres des deux sites.

c) Les potentiels foliaires sont plus bas qu'au printemps, et très nettement plus bas pour l'arbre de la « forêt » des Hafaïa que pour celui de la « forêt » d'Admine ; ceci vaut aussi bien pour les Ψ_f que pour les Ψ_m . Les valeurs individuelles extrêmes du potentiel peuvent excéder -5MPa.

RELATIONS ENTRE LES GRANDEURS MESURÉES

Relations entre le Ψ_f et les potentiels du sol

Les deux stations doivent être examinées séparément. Dans la « forêt » des Hafaïa, au printemps, le Ψ_f est inférieur d'environ 1 MPa au potentiel des couches les plus humides du sol, qui sont les plus profondes (FIG. 1a). L'été, la même situation est observée, l'écart étant cependant moindre entre Ψ_f et Ψ_s des couches profondes. L'eau doit être puisée dans les couches profondes, mais pas exclusivement dans celles-là, surtout au printemps.

Dans la « forêt » d'Admine, les potentiels ne sont connus que dans les 80 cm superficiels, situés au-dessus de la dalle (FIG. 1b). Au printemps, les Ψ_f sont compris dans l'intervalle des Ψ_s de cette zone superficielle, ce qui semble indiquer que l'arbre prélève l'eau dans l'ensemble des couches de sol situées au-dessus de la dalle calcaire. En revanche, en été, les Ψ_f leur sont supérieurs : il faut alors admettre que l'alimentation se fait à partir des couches plus profondes, situées au-dessous de la dalle. Ces couches peuvent être alimentées à partir de la nappe phréatique qui se situe à environ 12 m de profondeur (DIJON, 1969).

Diurnal course of the micrometeorological values (top) and of the physiological parameters of Argan-tree (bottom) that were measured in the Admine « forest » on July 7th 1989. Tr = transpiration rate ($\text{mg s}^{-1} \text{m}^{-2}$), Ψ_f = leaf water potential (MPa), G_s = diffusive stomatal conductance for water vapour (mm s^{-1}) T° = air temperature ($^\circ\text{C}$), DPV = water vapour pressure deficit of air (kPa) Q = photon flux density of photosynthetically active radiations ($\text{mmole (photons) m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Hours are given in universal time.

Relations affectant la conductance stomatique G_s

Relation entre la conductance maximale et le potentiel de base.— Suivant la station et la saison, la conductance maximale varie de $2,2$ à $5,5 \cdot 10^{-3} \text{ m s}^{-1}$ (TAB. I). Au printemps il n'y a pas de différence entre les deux stations, mais en été la conductance maximale est plus faible dans la « forêt » des Hafaia que dans celle d'Admine. Dans les deux stations, la conductance maximale est plus faible en été, la diminution étant plus marquée (supérieure à 50 %) dans la « forêt » des Hafaia. Ces constatations traduisent l'effet des conditions hydriques du sol qui peuvent s'exprimer par le potentiel de base ϕ_b . La régression de $G_{s\max}$ sur ϕ_b s'écrit :

$$G_{s\max} = 0,0068 + 1,38 \cdot 10^{-3} \phi_b \quad (n = 10, r = 0,937)$$

(équation 2)

La corrélation est hautement significative ; elle explique 88 % des variations de $G_{s\max}$; l'ouverture maximale des stomates est donc fortement liée au potentiel de base qui reflète l'état hydrique du sol dans la zone exploitée par les racines.

Par comparaison, la corrélation linéaire entre $G_{s\max}$ et le potentiel hydrique foliaire réalisé au moment de la conductance maximale n'explique que 68 % des variations de $G_{s\max}$.

Relation entre la conductance et l'éclairement.— La dépendance de la conductance stomatique G_s par rapport à l'éclairement Q est évidente lorsque ce dernier est faible et varie rapidement, c'est-à-dire le matin et le soir. Il est également évident qu'aux éclairements forts la conductance tend vers une limite. Ces relations peuvent être exprimées par une fonction qui s'écrit, suivant BURROWS & MILTHORPE (1976) :

$$1/G_s = a + b/Q \quad (\text{équation 3})$$

Pour neuf de nos journées de mesure la corrélation entre $1/G_s$ et $1/Q$, est hautement significative et explique 32 à 63 % des variations de G_s .

Cependant, l'évolution dans le temps de G_s et Q (FIG. 5) montre qu'on ne peut pas considérer qu'il existe entre G_s et Q une relation unique s'appliquant durant une journée entière indépendamment des autres variables.

Au contraire, cette relation évolue au cours de la journée suivant le schéma de la figure 5 : au cours d'une phase a les stomates répondent à l'augmentation de l'éclairement suivant une relation hyperbolique du type représenté par l'équation 3. La fermeture s'amorce alors (phase b), le plus souvent avant midi, ou au plus tard à midi, alors que l'éclairement reste supérieur à $1000 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, voire continue à augmenter ; le déclenchement de la fermeture n'a donc pas de rapport avec l'évolution de l'éclairement. Au cours de la phase c, la conductance diminue en même temps que l'éclairement, suivant une nouvelle relation hyperbolique, qui se confond, en fin de journée, avec celle de la phase a.

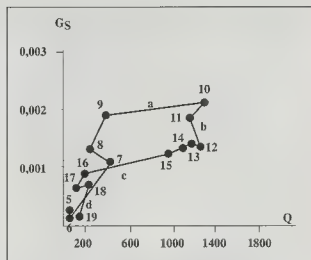


FIG. 5 Evolution diurne de la relation entre la conductance stomatique G_s (m s^{-1}) et l'éclairement Q ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Chaque point est la moyenne de cinq mesures. L'heure (en TU) est indiquée à côté de chaque point. Journée du 29.VI.1989. La courbe se lit dans le sens des flèches.

Diurnal change in the relation between stomatal conductance G_s (m s^{-1}) and photon flux density Q ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) on June 29th 1989. Each point is the average of five measurements. Time (universal) is indicated next to each point. Curve is to be read in the direction of arrows.

Il faut donc rechercher si le changement de relation entre G_s et Q est associé à une valeur fixe (ou à un changement) d'un autre facteur qui serait responsable du déclenchement de la fermeture. Ce facteur responsable pourrait être le ϕ_f atteignant une valeur critique, ou le DPV augmentant au cours de la journée.

Autres facteurs possibles de G_s .— Sur le tableau I sont reportées les valeurs du ϕ_f au moment du maximum de conductance. Pour chaque période, dans une station donnée, ces valeurs sont assez constantes. Mais elles changent nettement d'une saison à l'autre, en particulier dans la « forêt » des Hafaia : elles sont plus basses en été qu'au printemps. Bien sûr, ce changement n'exclut pas la possibilité que ces potentiels soient justement les potentiels critiques pour la fermeture stomatique. Il est bien établi en effet que le fonctionnement des stomates est actionné par la turgescence des cellules gardiennes. La relation de cette turgescence avec le potentiel foliaire peut varier, en particulier par ajustement osmotique (LUDLOW, 1980).

Le relevé des valeurs du DPV au moment du maximum de conductance (TAB. I) montre l'extrême diversité de ces valeurs (de 0,39 à 1,43 kPa).

En revanche, la figure 6 fait apparaître les modalités des relations entre DPV et conductance. Entre deux phases de début et de fin de journée, où la conductance stomatique est évidemment contrôlée par l'éclairement qui est alors

inférieur à l'optimum, il existe une phase où les stomates se ferment au fur et à mesure que le DPV augmente, alors que l'éclairement reste élevé. Cette phase est présente dans tous les cas ; l'ensemble de ces faits sera discuté plus loin.

Relation entre potentiel foliaire ψ_f et transpiration Tr

La figure 7 présente cette relation sous forme de diagrammes chronologiques pour deux journées de mesures. Tant que la transpiration augmente, le ψ_f diminue. En revanche, quand la transpiration diminue, l'évolution du ψ_f affecte deux modalités :

- ou bien le ψ_f remonte en prenant, à transpiration égale, les mêmes valeurs que dans la phase précédente : il n'y a donc pas d'hystérésis. C'est le cas régulièrement observé (exemple : 16.IV.1988 ; Fig. 7a) avec l'arbre de la « forêt » des Hafaia

- ou bien le ψ_f continue à baisser plus ou moins, ou bien reste à peu près constant, puis finalement remonte : en tout cas, à transpiration égale, le ψ_f est systématiquement plus bas l'après-midi que la matin : il y a une hystérésis très marquée. C'est le cas régulièrement observé avec l'arbre de la « forêt » d'Admine (exemple : 7.VII.1989 ; Fig. 7b).

Indépendamment de l'existence éventuelle d'une hystérésis, les graphes de ψ_f en fonction de Tr (Fig. 7) suggèrent que la variation de ψ_f n'est pas proportionnelle à celle de Tr : la relation doit être curvilinéaire plutôt que linéaire.

Ceci a été vérifié pour toutes les journées de mesures en comparant les coefficients de corrélation associés :

- a) aux relations linéaires de type $\psi_f = a + b \cdot Tr$
- b) aux relations curvilinéaires de type $\psi_f = a' + b' \cdot Tr + c \cdot Tr^2$ (TAB. II). Les coefficients r sont toujours meilleurs pour les relations curvilinéaires.

Selon PALLARDY & KOZLOWSKI (1981), la pente de la partie linéaire de la relation $\psi_f = f(Tr)$ rend compte de la résistance au flux d'eau liquide allant du sol aux feuilles dont la transpiration est mesurée ; l'inverse de la pente exprime la conductance hydraulique. Le tableau II montre que cette conductance est à peu près la même pour les arbres des deux stations et qu'elle diminue sensiblement du printemps à l'été.

Relation entre potentiel hydrique foliaire ψ_f et conductance stomatique G_s

Trois modalités de l'évolution chronologique concomitante de ψ_f et G_s , correspondant à trois journées, sont présentées sur la figure 8. Il s'agit de savoir, à partir des différents modèles de cette évolution, si un mécanisme stomatique limitant la chute du potentiel fonctionne chez l'Arganier.

Dans tous les modèles, la journée commence par une chute du ψ_f concomitante à l'augmentation de G_s (1^{re} phase). Les différences entre modèles apparaissent après que la conductance maximale ait été atteinte.

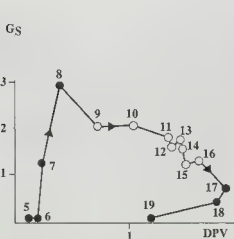


FIG. 6.— Variation dans le temps de la relation entre la conductance stomatique G_s ($m \cdot s^{-1}$) et le déficit de pression de vapeur d'eau DPV (kPa). Chaque point est la moyenne de cinq mesures. L'heure (en TU) est indiquée à côté de chaque point. Journée du 7.VII.1989. Les points blancs indiquent des valeurs mesurées sous éclairement au moins égal à $1000 \text{ mmol } m^{-2} s^{-1}$. La courbe se lit dans le sens des flèches.
Diurnal change in the relation between stomatal conductance G_s ($m \cdot s^{-1}$) and water vapour pressure deficit DPV (kPa) on July 7th 1989. Each point is the average of five measurements. Time (universal) is indicated next to each point. Open symbols refer to values which were measured as the photon flux density was equal to or higher than $1000 \text{ mmol } m^{-2} s^{-1}$. Curve is to be read in the direction of arrows.

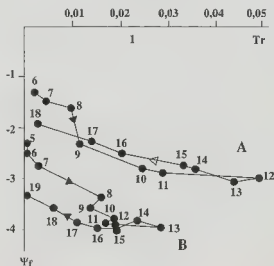


FIG. 7.— Variation dans le temps de la relation entre le potentiel hydrique foliaire ψ_f (MPa) et la transpiration Tr ($m^2 \cdot s^{-1}$). Chaque point est la moyenne de cinq mesures. L'heure (en TU) est indiquée à côté de chaque point. Journées du 16.IV.1988 (A) et du 7.VII.1989 (B). Les courbes se lisent dans le sens des flèches.
Diurnal change in the relation between leaf water potential ψ_f (MPa) and transpiration rate Tr ($m^2 \cdot s^{-1}$) on April 16th 1988 (A) and July 7th 1989 (B). Each point is the average of five measurements. Time (universal) is indicated next to each point. Curves are to be read in the direction of arrows.

Dans le modèle A (exemple : 18.IV.1988), le ψ_f se stabilise durant une à plusieurs heures, tandis que la conductance diminue ($2^{\text{ème}}$ phase) : sans préjuger des mécanismes responsables de cette stabilisation, nous appelons ce comportement « régulation complète ». L'évolution journalière s'achève par la poursuite de la fermeture des stomates avec remontée du ψ_f ($3^{\text{ème}}$ phase).

Dans le modèle B (exemple : 4.VII.1989), une fois que G_{smax} a été atteinte, la conductance diminue mais en même temps ψ_f continue à diminuer : la fermeture des stomates ne réduit pas suffisamment la transpiration pour que ψ_f se stabilise. Nous appelons ce comportement « régulation incomplète ». La $3^{\text{ème}}$ phase se déroule comme ci-dessus.

Dans le modèle D (exemple : 20.IV.1988), le ψ_f et la G_{smax} sont atteints simultanément et la diminution de la conductance est aussitôt accompagnée d'une remontée de ψ_f : la deuxième phase est absente. Dans ce cas, il n'est pas nécessaire de postuler une régulation.

Un modèle C possible, mais jamais réalisé chez l'Arganier, serait celui où la conductance, ayant atteint sa valeur maximale, resterait bloquée à cette valeur pendant que ψ_f continuerait à chuter en raison d'une transpiration accrue. Ce modèle dénoterait l'incapacité à réguler le potentiel.

Au printemps, on rencontre le modèle D, ou A, ou un modèle intermédiaire, avec une phase de stabilisation du ψ_f d'une durée de 0 à 2 heures : à cette saison, l'Arganier peut stabiliser efficacement son ψ_f au voisinage de -3,1 à -3,3 MPa.

En été, on observe un modèle B : la fermeture diurne des stomates n'est pas suffisante pour stopper la chute du ψ_f . Par rapport à la valeur observée au moment où G_s est maximum, ψ_f peut encore baisser de -0,2 à -0,8 MPa.

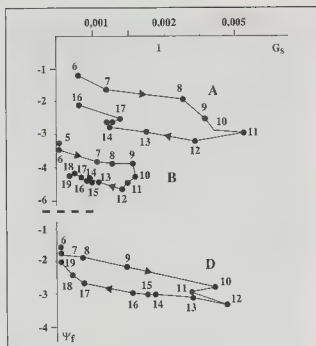


FIG. 8 - Variation dans le temps de la relation entre le potentiel hydrique foliaire ψ_f (MPa) et la conductance stomatique G_s (m s^{-1}). Chaque point est la moyenne de cinq mesures. L'heure (en TU) est indiquée à côté de chaque point. Journées du 18.IV.1988 (modèle A), du 20.IV.1988 (modèle D) et du 4.VII.1989 (modèle B). Les courbes se lisent dans le sens des flèches

Three models of Diurnal change in the relation between leaf water potential ψ_f (MPa) and stomatal conductance G_s (m s^{-1}). Each point is the average of five measurements. Time (universal) is indicated next to each point. Model A : April 18th 1988 (A), Model B : July 4th 1989 (B), Model D : April 20th 1988. Curves are to be read in the direction of arrows

TABLEAU II. - Caractéristiques de la relation de ψ_f à Tr
Characteristics of the relation (ψ_f vs. Tr)

Sites hydraulique et dates	Coefficient de corrélation r		Conductance ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$) $\times 10^3$
	Relation linéaire	Relation curvilinéaire	
« Forêt » d'Admine			
14.IV.83	0,467	0,539	$1,55 \pm 0,40$
20.IV.88	0,717	0,798	$0,91 \pm 0,14$
28.VI.89	0,625	0,703	$0,64 \pm 0,11$
30.VI.89	0,759	0,843	$0,48 \pm 0,06$
07.VII.89	0,716	0,790	$0,62 \pm 0,09$
« Forêt » des Hafaia			
16.IV.83	0,794	0,840	$0,80 \pm 0,12$
18.IV.83	0,810	0,856	$1,05 \pm 0,15$
29.VI.89	0,770	0,840	$0,55 \pm 0,07$
04.VII.89	0,884	0,926	$0,62 \pm 0,06$
06.VII.89	0,800	0,920	$0,44 \pm 0,03$

DISCUSSION

COMPARAISON QUANTITATIVE DE L'ARGANIER AVEC LES VÉGÉTAUX LIGNEUX MÉDITERRANÉENS ET DÉSERTIQUES

La conductance stomatique maximale de l'Arganier atteint $5,5 \cdot 10^{-3} \text{ m s}^{-1}$ au printemps, lorsque le ψ_b est voisin de -1,5 MPa. Cette conductance maximale est égale ou supérieure (TAB. III) à celle de bien des feuillus tempérés (KÖRNER *et al.*, 1979) et supérieure à celle de la plupart des arbustes ou arbres méditerranéens (LÖSCH *et al.*, 1982 ; ROBERTS *et al.*, 1981 ; GIGON, 1979). En revanche, elle est dépassée par celle de quelques arbustes désertiques (exemple : *Acacia greggii* NILSEN *et al.*, 1984).

Pendant la période sèche estivale, la conductance stomatique maximale est moindre ($2,2 \cdot 10^{-3} \text{ m s}^{-1}$ pour un ψ_b voisin de -3,4 MPa). La comparaison avec les publications citées ci-dessus montre qu'alors l'Arganier ouvre moins ses stomates que les arbres désertiques, à ψ_b égal, et aussi que quelques arbustes méditerranéens (mais ceux-ci conservent un ψ_b nettement moins négatif).

Au printemps (début de saison sèche) la transpiration de l'Arganier (maximum : $50 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) est du même ordre de grandeur que celle de certains feuillus tempérés (LADEFOGED, 1963) et plus élevée (TAB. IV) que celle d'arbres méditerranéens (LÖSCH *et al.* 1982), ce qui s'explique par la conductance élevée. L'Arganier n'est donc pas particulièrement économe d'eau. En été, il restreint sa transpiration (maximum : $30 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), contrairement aux arbres tempérés, mais comme le font les arbres méditerranéens et même plus que certains d'entre eux (LÖSCH, *loc. cit.*).

Les potentiels hydriques foliaires oscillent journellement entre un maximum (ϕ_b) réalisé avant le lever du soleil, et un minimum (ϕ_m) réalisé à midi ou plus tard. L'un et l'autre s'abaissent notablement en été par rapport au printemps. Les valeurs extrêmes avoisinent - 5MPa, excédant largement (TAB. V) celles qui sont atteintes par les ligneux méditerranéens, à peu d'exceptions près (ROBERTS *et al.*, 1981 ; DUNN *et al.*, 1976) et les phréatophytes désertiques (NILSEN *et al.*, 1984).

De ces comparaisons il ressort que l'arganier ne possède pas de dispositifs très efficaces pour éviter la déshydratation de son feuillage en saison sèche et que par conséquent la persistance de celui-ci doit reposer plutôt sur des propriétés de tolérance (LUDLOW, 1989). Cependant un examen détaillé des relations qui s'appliquent au potentiel hydrique foliaire fait apparaître des éléments de la stratégie d'évitement.

TABLEAU III — Conductance stomatique maximale de l'Arganier (G_{smax}) comparée à celle d'espèces de climats tempéré, méditerranéen et désertique.

Maximal stomatal conductance of the Argan-tree compared at these of species of tempered, mediterranean and desert climates

Espèces	G_{smax} (mm s^{-1})	Références
<i>Argania spinosa</i>	5,5	Présent travail
<i>Acer platanoides</i>	2,5	KÖRNER <i>et al.</i> , 1979
<i>Castanea sativa</i>	1,6	
<i>Fagus sylvatica</i>	2,8	
<i>Quercus coccifera</i>	3,3	LÖSCH <i>et al.</i> , 1982
<i>Quercus suber</i>	2,5	
<i>Myrtus communis</i>	1,5	
<i>Arbutus unedo</i>	1,4	
<i>Adenostoma fasciculatum</i>	1,9	ROBERTS <i>et al.</i> , 1981
<i>Quercus dumosa</i>	1,1	
<i>Rhus ovata</i>	1,0	GIGON, 1979
<i>Salvia leucophylla</i>	2,5	
<i>Salvia mellifera</i>	3,5	
<i>Acacia greggii</i>	5,8	NILSEN <i>et al.</i> , 1984

TABLEAU IV. — Transpiration maximale de l'Arganier (T_{max}) comparée à celle d'espèces de climat méditerranéen
Maximal transpiration rate of the Argan-tree (T_{max}) compared at these of species of mediterranean climate

Espèces	T_{max} ($\text{mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Références
<i>Argania spinosa</i>	50	Présent travail
<i>Fraxinus excelsior</i>	71	LADEFOGED, 1963
<i>Quercus petraea</i>	61	
<i>Myrtus communis</i>	20	LÖSCH <i>et al.</i> , 1982
<i>Arbutus unedo</i>	17	
<i>Quercus coccifera</i>	35	
<i>Castanea sativa</i>	15	

Déterminisme du potentiel hydrique foliaire

Au printemps, le potentiel de base est compris dans l'intervalle des potentiels des couches du sol où les sondes hygrométriques ont pu être placées (jusqu'à 1,50 m aux Hafaïa et jusqu'à 0,80 m à Admine) ; il n'y a pas de difficulté à admettre que l'eau est puisée dans l'ensemble de ces couches (sauf tout à fait en surface aux Hafaïa), et pas seulement dans les plus humides d'entre elles : le ϕ_b est inférieur d'environ 1 MPa au ϕ de ces couches humides. Le ϕ_b est en équilibre avec l'ensemble des couches exploitées par les racines comme l'ont montré RITCHIE & HINCKLEY (1975) et AUSSENAC *et al.* (1984).

En été dans la « forêt » des Hafaïa la situation est assez semblable à la précédente, sauf que le ϕ du sol est passé à -3,1 MPa en profondeur et que le ϕ_b est de peu inférieur à cette valeur (-3,3 à -3,5 MPa) : l'alimentation en eau se restreint aux couches profondes (1 m à 1,50 m). En revanche, dans la forêt d'Admine, le ϕ_b (-2,4 à -2,5 MPa) est supérieur au ϕ_s au dessus de la dalle : ce résultat suggère que l'eau est puisée au-dessous de la dalle, qui peut être traversée par les grosses racines. La profondeur de la nappe phréatique est d'environ 12 m (DJON, 1969).

Une connaissance effective de la profondeur réellement atteinte par les racines serait nécessaire pour comprendre cet élément du comportement hydrique de l'Arganier.

Dans le modèle du continuum sol-plante-atmosphère de VAN DEN HONERT (*in* MILBURN, 1979), où le flux d'eau est supposé conservatif, les variations journalières de ϕ au-dessous du potentiel de base sont proportionnelles au flux transpiratoire, ce qui est explicité par ELFVING *et al.* (1972) sous la forme : $\phi_f = \phi_s - (\text{flux}) \times R$ (soil-leaf).

Cette relation est non seulement linéaire, mais unique, sans hystérésis dans des conditions données.

L'Arganier s'écarte de ce modèle de fonctionnement par la non-linéarité, et, pour l'un des deux arbres, par l'hystérésis affectant la relation de ϕ_f et de la transpiration. De telles déviations ont été diversement interprétées (JARVIS, 1976). Si l'on suit l'interprétation de KATERJI *et*

TABLEAU V. — Potentiel hydrique foliaire extrême de l'Arganier (ψ_f) comparé à ceux d'espèces de climats méditerranéen et désertique. *Utmest water potential of the Argan-tree (ψ_f) compared at these of species of mediterranean and desert climates.*

Especies	ψ_f extrêmes (MPa)	Références
<i>Argania spinosa</i>	-5,0	Présent travail
<i>Kageneckia oblonga</i>	-2,0	DUN <i>et al.</i> , 1976
<i>Colliguaya odorifera</i>	3,5	
<i>Prunus ilicifolia</i>	-2,5	
<i>Olivea tesota</i>	-3,5	NILSEN <i>et al.</i> , 1984
<i>Prosopis glandulosa</i>	-4,5	
<i>Hyptis emoryi</i>	2,8	
<i>Adenostoma fasciculata</i>	-3,8	ROBERTS <i>et al.</i> , 1981
<i>Quercus dumosa</i>	-4,0	

al. (1983), il faut conclure qu'un réservoir situé entre le sol et les feuilles est mis à contribution chez l'Arganier. Il peut s'agir du bois du tronc et des branches : l'eau y est abondante en toute saison comme on peut le constater par simple scarification et comme le savent bien les paysans du Souss. La présence de réservoirs internes à l'arbre doit contribuer à limiter la chute journalière de ψ_f .

La conductance hydraulique de l'Arganier, calculée à partir de la pente de la relation $\psi_f = f(\text{Tr})$, va de $0,4 \cdot 10^4$ à $1,55 \cdot 10^5 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$. Elle est (TAB. VI) supérieure ou pratiquement égale à celle de l'épicéa (SCHULZE *et al.*, 1985 ; GRANIER & CLAUSTRES, 1989) et généralement inférieure à celle des feuillues tempérées (PALLARDY & KOZLOWSKI, 1981 ; BESNARD & CARLIER, 1990). Cette performance moyenne de l'Arganier contribue à limiter la chute de ψ_f déterminée par la transpiration diurne.

Enfin, les diagrammes chronologiques (FIG. 8) reliant ψ_f à G_s permettent de représenter clairement le type d'évolution de ψ_f qui se produit durant la fermeture diurne des stomates (KÖRNER & COCHRANE, 1985). Suivant que la fermeture s'accompagne ou non d'une stabilisation de ψ_f , nous parlons de « régulation complète » ou « incomplète » de celui-ci. Il s'agit seulement d'une appréciation sur l'efficacité de la fermeture stomatique, sans considération de la nature des interactions entre G_s et ψ_f . Cette efficacité est bonne au printemps. Elle est beaucoup moins satisfaisante en été, c'est-à-dire quand les potentiels atteints sont les plus bas.

FACTEURS DES MOUVEMENTS DIURNES DES STOMATES

Puisque la diminution de la conductance stomatique dans la journée est un élément de la stratégie d'évitement, il faut examiner si les données recueillies permettent de désigner le ou les facteurs responsables de cette diminution.

Le matin et le soir les mouvements des stomates sont évidemment contrôlés par les variations d'éclairement. En revanche, le mouvement de fermeture diurne des stomates s'amorce alors que l'éclairement continue d'augmenter. Deux facteurs hydriques bien connus peuvent favoriser la fermeture : la chute du potentiel hydrique foliaire (HINCKLEY *et al.*, 1978) et l'augmentation du DPV atmosphérique (CAMACHO *et al.*, 1974). Contrairement à certains cas publiés (par exemple : *Eucalyptus pauciflora*, KÖRNER & COCHRANE, 1985), on observe des DPV très divers au moment du début de fermeture diurne, mais dans tous les cas la suite de cette fermeture est accompagnée d'une augmentation du DPV, ce qui suggère que celui-ci joue un rôle.

Par ailleurs le ψ_f concomitant au début de la fermeture est relativement constant pour une saison et un arbre donnés (comparer les ψ_{fm} du tableau I). Il est donc possible (mais non démontré) qu'il existe un ψ_f seuil pour lequel la fermeture est déclenchée, mais il faut alors admettre que ce ψ_f seuil varie selon les conditions locales et temporelles subies par l'arbre.

En revanche, la conductance maximale est en corrélation très significative avec le ψ_b , lequel reflète le potentiel hydrique moyen dans la zone du sol exploitée par les racines (AUSSENAC, 1985) ; cette corrélation est meilleure qu'avec le potentiel foliaire instantané réalisé au moment où la conductance est maximale. Des expériences faites en conditions contrôlées sur *Nerium oleander*, amènent GOLLAN *et al.* (1985) à la même conclusion. SCHULZE *et al.* (1988) envisagent différents mécanismes pouvant transmettre des racines aux feuilles un signal traduisant la sécheresse du sol.

L'ensemble de ces faits peut s'interpréter en admettant que la diminution de conductance diurne est une réponse à un ensemble de signaux venant les uns de l'atmosphère (VPD), les autres des racines (ils sont déterminés par le ψ_b) ou des feuilles elle-mêmes (ils sont liés à ψ_f).

TABLEAU VI. — Conductance hydraulique de l'Arganier comparée à celle d'espèces de climat tempéré.

Hydraulic conductance of the Argan-tree compared at these of species of tempered climate

Especies	Conductance hydraulique $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1} (\times 10^4)$	Références
<i>Argania spinosa</i>	0,4 à 1,55	Présent travail
<i>Picea abies</i>	0,30	GRANIER & CLAUTRE, 1989
<i>Picea abies</i>	0,36	SCHULZE <i>et al.</i> , 1985
<i>Populus ssp.</i>	4,0 à 5,3	PALLARDY & KOZLOWSKI, 1981
<i>Fraxinus excelsior</i>	10,8	BESNARD & CARLIER, 1990
<i>Quercus alba</i>	1,54	HINCKLEY & BRUCKERHOFF, 1975

CONCLUSION

L'Arganier est distribué dans une aire géographique de climat aride ou semi-aride à saison sèche et chaude allant généralement d'avril à octobre. L'analyse du comportement écophysologique permet de percevoir certains mécanismes adaptatifs correspondant à cette localisation.

Selon LUDLOW (1989) les végétaux s'adaptent à la sécheresse par échappement, évitement ou tolérance. L'Arganier possède manifestement des mécanismes qui limitent ou ralentissent la chute du potentiel foliaire, c'est-à-dire des éléments de la stratégie d'évitement. Ce sont :

a) l'exploitation de couches de plus en plus profondes du sol au cours de la saison sèche ;

b) l'existence de réservoirs, probablement situés dans le tronc et les branches ;

c) la fermeture diurne des stomates, dont le déterminisme est multiple.

Ce dispositif, toutefois, n'est pas particulièrement efficace pour limiter la chute de φ_f .

Les propriétés de tolérance ne font pas l'objet de cette étude. On peut seulement dire que l'Arganier supporte, sans dommage immédiat, des potentiels foliaires approchant -5 MPa. Quant à la stratégie d'échappement, elle est représentée par la chute estivale d'une partie (variable en quantité selon les individus) du feuillage. La défoliation est toujours liée à des épisodes climatiques particulièrement sévères, tels que les jours de chergui, vent de sud, chaud et sec, d'origine saharienne.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient la Direction de l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II d'Agadir, le Dénat de la Faculté des Sciences d'Agadir, le Service des Eaux et forêts d'Agadir, ainsi que les subdivisions de Taroudant et d'Oulad Teima, dont les interventions ont facilité les campagnes de mesures.

BIBLIOGRAPHIE

- AUSSENAC, G., GRANIER, A. & IBRAHIM, M. 1984.- Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Acta Oecologica*, *Ecot. Plant* 5 (19), n°3 : 241-253.
- BESNARD, G. & CARLIER, G. 1990.- Potentiel hydrique et conductance stomatique des feuilles de frêne (*Fraxinus excelsior* L.) dans une forêt alluviale du Haut-Rhône français. *Ann. Sci. For.* 47 : 353-365.
- BOUDY, P. 1990.- *Économie forestière nord-africaine (monographie et traitement des essences forestières)*, II (1). Larose, 382-416 (chapitre sur l'arganier).
- BRUCKLER, L. 1984. Utilisation des microsynchroscopes pour la mesure du potentiel hydrique du sol en laboratoire et in situ. *Agronomie* 4 (2) : 171-182.
- BURROWS, F.J. & MILTHORPE, F.L. 1976.- Stomatal conductance in the control of gas exchange. In T.T. KOZLOWSKI (ed), *Water deficit and plant growth*. Academic Press, New York : 103-152.
- CAMACHO, B.S.E., HALL, A.D. & KAUFMANN, M.R. 1974.- Efficiency and regulation of water transport in some woody and herbaceous species. *Plant Physiol.* 54 (2) : 169-172.
- DIJON, R. 1969.- Étude hydrogéologique et inventaire des ressources en eau de la vallée du Souss. *Notes et Mémoires, Service Géologique, Rabat* : 299 p.
- DUNN, E.L., SHROPSHIRE, F.M., SONG, L.C. & MOONEY, H.A. 1976.- The Water Factor and Convergent Evolution in Mediterranean-type Vegetation. In : LANGE, O.L., KAPPEN, L. & SCHULZE, E.-D. (eds), *Water and Plant Life. Problems and Modern Approaches*. Springer-Verlag Berlin : 492-505.
- ELFVING, D.C., MERRILL, R. & KAUFMANN, M.R. & HALL, A.E. 1972.- Interpreting Leaf Water Potential Measurements with a Model of the Soil Plant Atmosphere Continuum. *Phycol. Plant* 27 : 161-168.
- EMBERGER, L. 1955.- Une classification biogéographique des climats. *Rev. Trav. Fac. Sc. Montpellier*, sér. bot. 7 : 3-45.
- GIGON, A. 1979. CO₂ gas exchange, water relations and convergence of mediterranean shrub-types from California and Chile. *Ecot. Plant* 14 (2) : 129-150.
- GOLLAN, T., TURNER, N.C. & SCHULZE, E.D. 1985.- The response of stomata and leaf gas exchange to vapor pressure deficits and soil water content. 3. In the sclerophyllous woody species *Neurium oleander*. *Ecologia* 65 (3) : 356-362.
- GRANIER, A. & CLAUSTRÉ, J.P. 1989.- Relations hydriques dans un épicea (*Picea Abies* L.) en conditions naturelles : variations spatiales. *Acta Oecol. Plant.* 10 : 295-310.
- HINCKLEY, T.M., BRUCKERHOFF, D.N. 1975.- The effects of drought on water relations and stem shrinkage of *Quercus alba*. *Can. J. Bot.* 53 : 62-72.
- IKE, I.F., THURTELL, G.W. & STEVENSON, K.R. 1978.- Evaluation of the pressure chamber technique for measurement of leaf water potential in Cassava (*Manihot* species). *Can. J. Bot.* 56 : 1638-1641.
- JARVIS, P.G. 1976.- The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B. 273 : 593-610.
- KATERJI, N., HALLAIRE, M., PERRIER, A. & DURAND, R. 1983.- Transfert hydrique dans le végétal. I.- Modélisation à l'échelle du couvert végétal en conditions naturelles. *Acta Oecologica*, *Ecot. Plant* 4 (1) : 1-26.
- KÖRNER, Ch., SCHELL, J.A. & BAUER, H. 1979.- Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetic* 13 : 45-62.
- KÖRNER, Ch. & COCHRANE, P.M. 1985.- Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient (*Ecologia* (Berlin) 66 : 443-455).
- LADEFOGED, L. 1963.- Transpiration of forest trees in closed stands. *Physiol. Plant*, 16 : 378-414.
- LÖSCH, R., TENHUNEN, J.D., PEREIRA, J.S. & LANGE, O.L. 1982.- Diurnal Courses of Stomatal Resistance and Transpiration of Wild and Cultivated Mediterranean Perennials at the End of the Summer Dry Season in Portugal. *Flora* 172 : 138-160.
- LUDLOW, M.M. 1980.- Adaptive significance of stomatal responses to water stress. In : TURNER, N.C. & KRAMER, P.J. (eds) *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*, Wiley Interscience, New York : 123-138.
- LUDLOW, M.M. 1989.- Strategies of response to water stress. Structural and functional responses to environmental stresses. S.P.B. Academic Publishing, The Hague, The Netherlands : 269-281.
- MILBURN, J.A. 1979.- *Water flow in plants*. Longman, London and New York : 222 p.
- NILSEN, E.T., SHARF, M.R. & RUNDEL, P.W. 1984.- Comparative water relations of phreatophytes in the Sonoran desert of California. U.S.A. *Ecology* 65 (3) : 767-778.
- PALLARDY, S.G. & KOZLOWSKI, T.T. 1981.- Water relations of *Populus* clones. *Ecologia* 62 (1) : 159-169.
- PELTIER, J.P. 1982.- *La végétation du bassin versant de l'oued Sous (Maroc)*. Thèse Doctorat des Sciences, Univ. Scient. Méd. Grenoble : 201 p.
- PELTIER, J.P., CARLIER, G., EL ABOUDI, A. & DOCHÉ, B. 1990.- Evolution journalière de l'état hydrique des feuilles d'Arganier (*Argania spinosa* L.) Skeels sous bioclimat aride à forte influence océanique (plaine du Sous, Maroc). *Acta Oecologica*, 11 (5) : 643-668.
- RITCHIE, G.A. & HINCKLEY, T.M. 1975.- The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Adv. Ecol. Res.* 9 : 165-254.
- ROBERTS, S.W., MILLER, P.C. & VALAMANESH, A. 1981.- Comparative Field Water Relations of Four Co-occurring Chaparral Shrub Species. *Ecologia* (Berlin) 48 : 360-363.
- SCHOLANDER, P.F., HAMMILL, H.J., BRADSTREET, E.D. & HEMMINGSSEN, E.A. 1965.- Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148 : 339-346.
- SCHULZE, E.D., CERMAK, J., MATYSSEK, R., PENKA, M., ZIMMERMAN, R., RASICEK, F., GRIES, W. & KUCERA, J. 1985.- Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees. A comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements (*Ecologia* (Berlin) 66 : 475-483).

ÉTUDES STRUCTURALES ET DYNAMIQUES SUR LES ÉCOSYSTÈMES DE TOURBIÈRES ACIDES

III - LE PEUPELEMENT DES TIPULIDES (Diptera, Tipulidae)*

Jacques BRUNHES¹ et Christophe DUFOUR²

¹O.R.S.T.O.M. - 2051 Boulevard du Val de Montferrand, 34032 - Montpellier cédex
²Muséum d'Histoire Naturelle - 14, rue des Terreaux, CH - 2000 - Neuchâtel (SUISSE).

SUMMARY

(original scientific paper)

STRUCTURAL AND DYNAMIC STUDIES OF ACID PEAT-BOG ECOSYSTEMS. III THE POPULATIONS OF TIPULIDS (DIPTERA, TIPULIDAE).

The populations of Tipulidae living in the peat bogs in the French Massif central are studied with regard to their spatial, temporal and emergence structures. Only the insects caught by means of emergence traps (14 species, have been taken into account for this analysis, whereas 31 species were collected in total. A new emergence trap, which does not affect vegetation growth, was used during this study. The spatial distribution of Tipulids shows a high stenotopy of their larvae (not a single species is present within the whole of the peat bog). The stenotopy is associated with a strong stenochrony of adults in the aerial strata (the flight period being itself very short in this habitat).

Moreover, the species found in oligotrophic habitats are clearly smaller than those living in eutrophic habitats. Thus, for the same sized adult sample the productivity of tipulids decreases from eutrophic and marsh plant communities to the terminal high moorland community, which occurs in the centre of the bog. Furthermore, this study shows that a loss of the ability to fly affects the species living in the most oligotrophic habitats.

KEY WORDS : Peat-bog - Insects Diptera Tipulidae - Communities structures - Secondary production - Phenology.

RÉSUMÉ

(travail original)

Le peuplement en tipulides des tourbières acides du Massif central est étudié sous l'angle des structures spatiale, temporelle et pondérale. Seules les captures opérées au moyen des pièges à émergence (14 espèces) ont été prises en compte dans cette analyse. Par ailleurs, des captures complémentaires réalisées au filet à main portent à 31 le nombre des espèces fréquentant les tourbières.

La répartition spatiale des tipulides dénote une grande sténopie des larves : aucune espèce n'est en effet présente à la fois dans les groupements végétaux eutrophes de la périphérie de la tourbière ($\text{pH} > 6$), et dans la zone centrale ($\text{pH} < 6$). Cette sténopie est elle-même associée à une forte sténochronie des adultes qui occupent la strate aérienne pendant une courte période qui n'excède généralement pas 2 mois. Par ailleurs, les espèces des stations oligotrophes sont nettement plus petites que celles des stations eutrophes : ce qui se traduit, pour un même nombre de tipulides produits, par une diminution de la productivité de la périphérie de la tourbière vers le centre. Enfin, nous avons pu noter qu'une perte de l'aptitude au vol affecte la majorité des espèces présentes dans les groupements oligotrophes.

MOTS CLÉS : Tourbière acide - Insectes Diptères Tipulides - Structures de peuplements - Production secondaire - Phénologie

INTRODUCTION

Ce troisième article propose une analyse du peuplement des tipulides qui se développent dans deux tourbières acides d'Auvergne (Chambédaze et La Godivelle) ; il s'inscrit par ailleurs dans le cadre plus général d'une étude faunistique et écologique des peuplements d'arthropodes des tourbières acides du Massif central français.

Le but général de l'étude écologique est d'analyser, dans un écosystème exempt de perturbations anthropiques, l'organisation des différents peuplements d'insectes et d'araignées. Nous tenterons tout d'abord de mettre en évidence les éventuelles structures spatiales, phénologiques et pondérales de chaque peuplement ; dans un deuxième temps, nous analyserons les rapports de ces peuplements entre eux et avec les successions phytosociologiques présentes le long du transect étudié.

Nous examinerons ici les structures du peuplement de tipules en suivant la même démarche que celle utilisée pour l'étude des diptères limonides (BRUNHES & VILLEPOUX, 1990).

Ainsi, après avoir analysé les structures spatiales et temporelles du peuplement telles qu'elles nous apparaissent au travers des captures effectuées avec les pièges à émergence, nous examinerons l'ensemble du peuplement des tipules susceptibles d'être capturées dans les tourbières que leurs larves s'y développent ou non. Nous comparerons aussi ces résultats à ceux précédemment obtenus chez les limonides.

Les tipules sont de grands Diptères au vol lourd dont les larves se développent dans des gîtes très variés. Certaines larves sont en effet aquatiques, d'autres vivent dans le bois mort, d'autres encore se développent dans les sols les plus secs mais la plupart affectionnent cependant les sols humides et riches en matière organique.

Si les gîtes larvaires peuvent *a priori* être très variés, chaque espèce n'en présente pas moins une étroite spécificité de ses lieux de développement ce qui nous a semblé être un élément très favorable à notre étude.

SITE D'ÉTUDE, MATÉRIEL ET MÉTHODES

En Auvergne, et tout particulièrement entre les massifs du Sancy et du Cantal, les tourbières acides sont nombreuses à se développer dans les cuvettes formées par le surcreusement glaciaire.

Le lac-tourbière de Chambedaze, situé à 1200 m d'altitude sur le plateau du Cézallier (63), a été choisi comme site principal d'investigation ; quelques observations complémentaires ont cependant été faites dans la tourbière de La Godivelle distante d'une dizaine de kilomètres. L'histoire de la tourbière de Chambedaze et de son couvert végétal actuel a été présentée dans le premier article de cette série (JULVE *et al.*, 1989).

Le transect (Fig. 1) qui, à Chambedaze, parcourt une série dynamique complète a été décrit en détail dans les deux précédents articles (évolution des paramètres physico-chimiques du sol, couvert végétal) ; nous n'en exposerons donc ici que les principales caractéristiques.

Ce transect débute en bordure de la tourbière dans une mégaphorbiée sous bouleaux (*Betula*), aulnes (*Alnus*) et saules (*Salix*) dont le sol, formé de tourbe et d'apports détritiviques, est en permanence gorgé d'eau (station 1). A une vingtaine de mètres, un groupement en permanence inondé où *Carex rostrata* et Ligulaire de Sibérie (*Ligularia sibirica*) sont les espèces dominantes abrite la station 2.

Le transect se poursuit dans un groupement à *Carex lasiocarpa* (station 3) qui assure la transition entre les sols dont le pH est proche de la neutralité (station 1 et 2) et la tourbière au sens strict dont les sols sont très acides (pH <

5,5). Hors d'atteinte des eaux de ruissellement, les sphaignes font ici leur apparition et les arbres, carencés en éléments minéraux, deviennent clairsemés et chétifs.

Les deux dernières stations sont situées dans des groupements végétaux caractéristiques des tourbières acides ; la station 4 est placée dans un haut-marais actif où les buttes de sphaignes sont bien développées, tandis que la station 5 occupe un haut-marais terminal à callune (*Calluna vulgaris*) et scirpe cespiteux (*Trichophorum caespitosum*) (pH = 4).

Le long de ce transect de 200 mètres environ, la strate arborée disparaît progressivement ; l'alimentation hydrique, topogène dans les stations 1 et 2, devient strictement ombrogène dans les stations 4 et 5 ; le pH du sol passe progressivement de 7,2 à 4 et la végétation herbacée, haute et dense à la périphérie, s'abaisse régulièrement pour devenir basse dans les hauts-marais. Au regard des différents facteurs écologiques qui évoluent parallèlement le long de ce transect, la station 3 apparaît comme un milieu « charnière » entre les deux pôles, minérotrophe et oligotrophe, de cette succession.

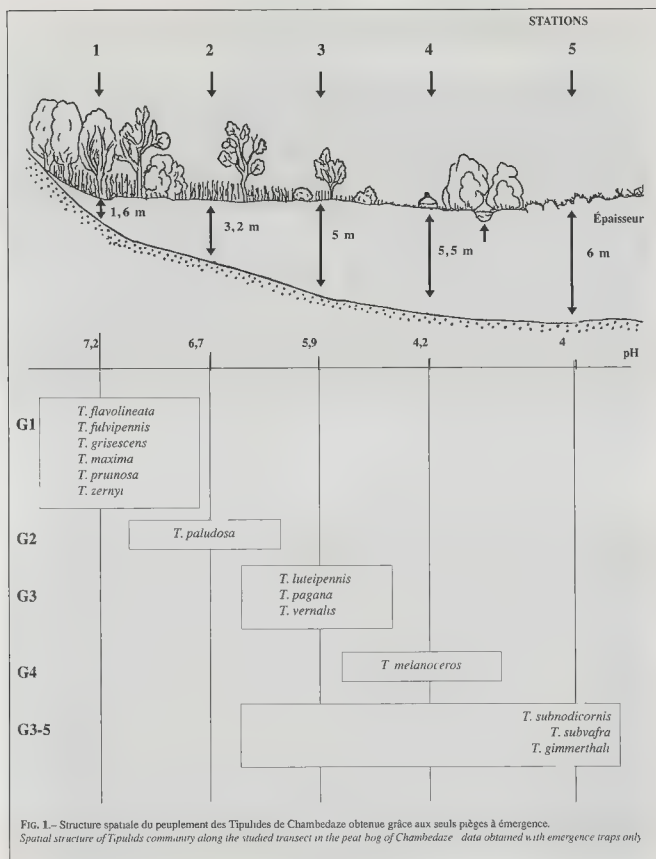
Cette étude a été réalisée en utilisant des pièges à émergence qui recouvrent 1/2 m² de sol et qui modifient au minimum les conditions climatiques sous-jacentes (BRUNHES, 1981). Ces pièges capturent avec une bonne efficacité les insectes holométaboles à larves édaphiques et permettent donc de localiser avec précision les lieux de développement larvaire de chaque espèce comme ils permettent aussi une analyse quantitative des peuplements.

Les pièges à émergence ont été mis en place fin avril et retirés début novembre. Pendant cette période ils ont été relevés chaque semaine. Une première série de 5 pièges a été utilisée en 1981 (1a, 2a, 3a, 4a et 5a) ; une deuxième série de 10 pièges (deux par station) lui a succédé en 1984 (1b et 1c, 2b et 2c...). Nous avons aussi placé un piège à émergence dans un groupement de transition à *Carex lasiocarpa* à La Godivelle (3d). Cette dernière tourbière est située à 7,5 km de Chambedaze ; elle se trouve elle aussi à 1200 m d'altitude, dans une cuvette de surcreusement glaciaire.

En visitant ces deux tourbières, et quelques autres situées à proximité et à la même altitude, nous avons également effectué des captures à l'aide d'un filet à main. Cependant, compte tenu du manque de précision sur l'origine des insectes ainsi capturés, nous n'utiliserons pas ces résultats dans le cadre de l'étude spatiale et pondérale du peuplement. Ils seront par contre intégrés à l'étude faunistique des tipules susceptibles d'être capturés dans les tourbières ainsi qu'à l'étude phénologique des seules espèces capturées dans les pièges à émergence.

STRUCTURE ET DYNAMIQUE DU PEUPLEMENT

Dans cette première partie, afin de ne fonder notre analyse que sur des captures dont l'origine et la date



d'éclosion sont connues avec précision, nous n'utiliserons que les résultats obtenus grâce aux pièges à émergence.

Structure spatiale

Les seize pièges à émergence nous ont permis de capturer 79 individus appartenant à quatorze espèces de tipules.

Ces résultats, reportés sur le tableau I et la figure 1, mettent tout d'abord en évidence l'existence de trois groupes à larves syntopiques très individualisés : G1, G3 et G3-5. Le premier de ces groupes (G1) réunit 6 espèces que l'on ne retrouve dans aucune autre station en dehors de cette mégaphorbiée sous aulnes et bouleaux. Il en est de même pour le groupe G3 dont les trois espèces ne se développent que dans le groupement mésotrophe à *Carex lasiocarpa*. Enfin, dans le groupe syntopique G3-5 se trouvent trois espèces dont les larves vivent depuis le groupement mésotrophe, au niveau duquel apparaissent les sphagnum, et qui atteignent les groupements les plus caractéristiques et les plus sélectifs des tourbières acides.

Le groupe G2 n'est constitué que d'une seule espèce représentée par un seul individu ; cette espèce est d'autant plus accidentelle en ce lieu que les gîtes connus de *T. paludosa* sont généralement situés dans des sols beaucoup plus secs. Ce groupement à *Carex rostrata* et Renouée bistorte (*Polygonum bistorta*), dont le sol est en permanence inondé, ne semble convenir au développement d'aucune

tipule. C'est à son niveau que la production secondaire est très nettement la plus faible ; en effet, 1,5 m² de ce type de sol n'a produit qu'un seul tipule adulte en 1 an.

Le groupe G4, comme le groupe G2, n'est constitué que d'une seule espèce (*T. melanoceros*) dont nous n'avons capturé qu'un seul individu. Les larves de cette espèce se développent dans les tapis de sphagnum du haut-marais initial ou dans les dépressions du réseau drainant qui parcourt le haut-marais terminal (cf. JULVE *et al.*, 1989). *T. melanoceros* est donc tout à fait à sa place dans la station 4 mais cette espèce aurait pu aussi figurer dans la station 5 si un piège avait été placé sur ces petites dépressions caractéristiques du réseau drainant. A notre avis, *T. melanoceros*, peut donc être associée au groupe G3-5 qui réunit toutes les espèces tyrophiles. Cette conviction est d'autant plus forte que nous avons pu observer des éclosions massives de cette espèce sur des tapis de sphagnum très acides caractéristiques des hauts-marais initiaux.

A ces deux groupes vient s'ajouter le groupe G3 dont les espèces constitutives ne se développent pas plus dans les sols de la mégaphorbiée périphérique que dans les groupements végétaux oligotrophes. Ce groupe G3 est donc étroitement localisé au groupement charnière mésotrophe.

En résumé, et sans qu'il soit besoin de recourir à une analyse factorielle des correspondances, le peuplement de

TABLEAU I — Nombre de Tipulides capturés dans les 5 groupements végétaux étudiés. 1 = *Ranunculo-Filipenduletum* ; 2 = *Ligulario-Polygonetum* ; 3 = Groupement à *Carex lasiocarpa* ; 4 = Haut-marais initial ; 5 = Haut-marais terminal.
Number of Tipulids caught in the 5 plant communities studied. 1 = *Ranunculo-Filipenduletum*, 2 = *Ligulario-Polygonetum*, 3 = community with prevailing *Carex lasiocarpa*, 4 = Active high moorland, 5 = Terminal high moorland

ESPÈCES CAPTURÉES (N = 14)	LIEUX D'ÉCHANTILLONNAGE					GROUPES D'ESPÈCES SYNTOPIQUES
	1	2	3	4	5	
<i>Tipula flavolineata</i>	1					G1
<i>Tipula griseus</i>	1					
<i>Tipula fulvipennis</i>	3					
<i>Tipula maxima</i>	1					
<i>Tipula pruinosa</i>	1					
<i>Tipula zernyi</i>	7					G2
<i>Tipula paludosa</i>		1				
<i>Tipula vernalis</i>			2			G3
<i>Tipula luteipennis</i>			12			
<i>Tipula pagana</i>			2			
<i>Tipula melanoceros</i>				1		G4
<i>Tipula gimmerthali</i>			18	3	1	G3-5
<i>Tipula subvafra</i>			2		1	
<i>Tipula subnodicornis</i>		7	10	5		
Nbre espèces/station	6	1	6	3	3	
Nbre pièges utilisés	3	3	4	3	3	
Production totale	14	1	43	14	7	
Produc. nbre/m ² /an	4,6	0,3	10,25	4,6	2,3	

TABLEAU II. — Tipulides capturés dans quelques tourbières acides des trois départements du Massif Central. (63) = Puy-de-Dôme : 1 = Chambedaze ; 2 = La Godivelle ; 3 = La Barthe ; (15) = Cantal ; (43) = Haute-Loire.

Tipulids caught in some acid peat-bogs of the French Massif Central. (63) = Puy-de-Dôme : 1 = Chambedaze ; 2 = La Godivelle ; 3 = La Barthe (15) = Cantal. (42) = Haute-Loire

ESPÈCES CAPTURÉES (N = 31)	PRINCIPALES TOURBIÈRES PROSPECTÉES				(15)	(43)
	(63)					
	1	2	3			
<i>Dolichopeza albipes</i> (Strom, 1769)	+					
<i>Prionocera pubescens</i> Loew, 1844						+
<i>Prionocera turcica</i> (Fabricius, 1781)		+			+	+
<i>Nigrotipula nigra</i> (L., 1758)	+	+				+
<i>Tipula</i> (Pl.) <i>luteipennis</i> Meigen, 1830	+	+	+		+	
<i>Tipula</i> (Pl.) <i>melanoceros</i> Schummel, 1833	+		+			
<i>Tipula</i> (Sc.) <i>zernyi</i> Mannheims, 1952	+				+	
<i>Tipula</i> (Y.) <i>marginella</i> Theowald, 1980						+
<i>Tipula</i> (Y.) <i>pruinosa</i> Wiedemann, 1817	+	+			+	+
<i>Tipula</i> (A.) <i>fulvipennis</i> De Geer, 1776	+		+		+	
<i>Tipula</i> (A.) <i>luna</i> Westhoff, 1879	+	+	+		+	
<i>Tipula</i> (A.) <i>maxima</i> Poda, 1761	+					
<i>Tipula</i> (T.) <i>paludosa</i> Meigen, 1830	+	+	+		+	+
<i>Tipula</i> (T.) <i>subcunctans</i> Alexander, 1921			+			
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>gimmerthali</i> Lackschewitz, 1925	+	+			+	
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>griseescens</i> Zetterstedt, 1851	+					+
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>pagana</i> Meigen, 1818	+	+	+		+	
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>serrulifera</i> Alexander, 1942						+
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>signata</i> Staeger, 1840	+					
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>subnodicornis</i> Zetterstedt, 1838	+	+	+		+	
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>subvafra</i> Lackschewitz, 1936	+				+	
<i>Tipula</i> (Pr.) <i>newotica</i> Mannheims, 1966			+			
<i>Tipula</i> (B.) <i>unca</i> Wiedemann, 1817	+	+			+	+
<i>Tipula</i> (Pr.) <i>varipennis</i> Meigen, 1804	+	+	+		+	
<i>Tipula</i> (Sch.) <i>varicornis</i> Schummel, 1833	+				+	
<i>Tipula</i> (L.) <i>vernalis</i> Meigen, 1804	+	+	+		+	
<i>Tipula</i> (D.) <i>flavolineata</i> Meigen, 1804	+					
<i>Tipula</i> (V.) <i>excisa</i> Schummel, 1833	+		+			
<i>Tipula</i> (V.) <i>scripta</i> Meigen, 1830					+	
<i>Nephrotoma analis</i> Schummel, 1833					+	
<i>Nephrotoma flavescens</i> (L., 1758)	+	+			+	

tipulides apparaît nettement subdivisé en deux ensembles exclusifs : d'une part le groupe G1 formé d'espèces qui se développent dans un sol eutrophe ombragé subissant un « turn over » rapide de la matière organique et d'autre part les groupes G3-5 et G3 qui réunissent toutes les espèces dont les larves peuvent se développer dans la tourbe acide. Certaines de ces espèces marquent cependant une préférence pour les groupements mésotrophes (*T. gimmerthali*) ou pour les groupements du haut-marais initial (*T. subnodicornis*), tandis que celles de G3 sont exclusives des sols mésotrophes.

Les Tipulides des tourbières acides : aspect faunistique

L'inventaire des espèces qui peuvent se rencontrer dans l'écosystème tourbière est fondé ici sur l'emploi de deux techniques complémentaires : la récolte au filet à main et l'utilisation de pièges à émergence.

Aux 79 tipules capturées grâce aux 16 pièges à émergence recouvrant 8 m² de sol pendant toute une saison de

végétation, nous ajouterons ici 607 tipules récoltées au filet à main dans les tourbières de Chambedaze, la Godivelle et la Barthe qui se trouvent dans le département du Puy-de-Dôme mais aussi les captures effectuées dans une dizaine d'autres sites du Cantal (15) et de la Haute-Loire (43). L'ensemble de ces captures fait apparaître que 31 espèces de tipulides peuvent se rencontrer dans les tourbières acides d'Auvergne (TAB. II). Cependant il est loin d'être prouvé que ces 31 espèces utilisent le biotope tourbeux comme lieu de développement larvaire. Si les pièges à émergence fournissent toujours des espèces dont le gîte larvaire est clairement identifié, les captures au filet à main introduisent par contre dans l'échantillon des espèces au vol puissant dont les larves se sont développées dans les forêts et prairies voisines. Il convient néanmoins de tenir compte de ces récoltes faites au filet à main car, ainsi que nous l'avons montré pour les Diptères limonides (BRUNHES, 1990), les chances de captures de ces Diptères sont d'autant plus grandes que l'on se trouve plus près du lieu d'émergence.

En utilisant l'ensemble de nos observations, nous qualifierons en premier lieu d'espèces tyrophiles (au sens large) les 7 espèces capturées dans les stations d'échantillonnage 3, 4 et 5 en soulignant bien que parmi ces 7 espèces, les 4 espèces appartenant aux groupes d'espèces syntopiques G4 et G3-5 (cf. Fig.1) sont les plus nettement acidophiles. Par contre, le qualificatif de tyrophobie peut parfaitement s'appliquer à *T. melanoceros* en raison de son absence totale hors des milieux tourbeux acides.

L'emploi de pièges à émergence nous a montré par ailleurs que 6 espèces n'ont été capturées que dans la station 1. Ces espèces, dont les larves affectionnent les sols gorgés d'eau, riches en matière organique et en bases échangeables, ne sont pas liées aux sols oligotrophes des tourbières; elles doivent être en conséquence considérées comme périphériques ou étrangères à la tourbière.

L'ensemble de nos captures montrent aussi qu'il est possible de capturer dans les tourbières des espèces telles que *T. paludosa*, *T. unca*, *T. vernalis*, *T. varipennis*, *T. subcunctans* ou *Dolichoheza albipes* dont les larves acidotolérantes peuvent s'accommoder d'un développement dans une tourbe soumise à des apports permanents de bases échangeables dus à un ruissellement ou à des inondations fréquentes. Une telle situation se rencontre dans les groupements mésotrophes des tourbières de pente ou sur les

bords des ruisseaux traversant les tourbières. Ces espèces acidotolérantes peuvent aussi effectuer leur développement larvaire en dehors des tourbières.

A ces espèces à larves édaphiques nous ajouterons deux autres espèces à larves aquatiques qui ne peuvent figurer parmi les récoltes de nos pièges à émergence car aucun de ces pièges n'était placé sur l'eau. Il s'agit de *Pronocera turcica* et *P. pubescens* dont nous avons pu observer l'éclosion des adultes à la surface de l'eau acide des fosses de tourbage creusées dans le haut-marais terminal. Ces espèces sont donc, de ce fait, également à classer avec les tyrophobies.

Parmi les 31 espèces récoltées dans les tourbières seules 9 espèces effectuent donc exclusivement leur développement larvaire en milieu aquatique acide ou dans des sols dont le pH est compris entre 6 et 4. Les autres espèces sont simplement acidotolérantes ou encore étrangères à la tourbière. L'ensemble de ces observations est reporté sur la figure 2.

Structures temporelles

Afin d'éviter les décalages phénologiques imputables à des captures effectuées dans des sites aux conditions climatiques différentes, nous n'avons pris en compte dans le tableau III que les 14 espèces capturées dans les pièges à

TABLEAU III Structure temporelle du peuplement le nombre d'insectes capturés sur lequel se fonde la phénologie de chaque espèce est porté sur le tableau ainsi que le groupe syntopique auquel elle appartient (G1 à G5)

Temporal structures in *Tipulid* community: numbers of insects caught for in each species and syntopic groups are mentioned in the table
NB Le nombre d'étoiles (*) symbolise l'abondance des captures

ESPECES CAPTURÉES (N = 14)	PÉRIODE DE VOL							
	AVRIL	MAI	JUIN	JUIL.	AOUT	SEPT.	OCT.	NOV.
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>griseus</i>	G1	2*						
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>subnadicornis</i>	G3-5*	****	70**					
<i>Tipula</i> (A.) <i>maxima</i>		G1	2*					
<i>Tipula</i> (L.) <i>vernalis</i>			G3**	9***				
<i>Tipula</i> (D.) <i>flavolineata</i>			G1	1*				
<i>Tipula</i> (Y.) <i>pruvosa</i>			G1	2*				
<i>Tipula</i> (Sc.) <i>zernyi</i>			G1**	7***				
<i>Tipula</i> (A.) <i>fulvipennis</i>			G1*			12		
<i>Tipula</i> (T.) <i>paludosa</i>				G2*	****	**	41*	
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>melanoceros</i>					G4	****	35***	
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>gimmerthali</i>						G3-5*	****	42
<i>Tipula</i> (Pl.) <i>luteipennis</i>						G3	****	11*
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>pagana</i>						G3	****	11
<i>Tipula</i> (Sa.) <i>subvafa</i>						G3-5	4*	
TOTAL MENSUEL DES ESPÈCES CAPTURÉES	2	2	8	8	2	5	5	1

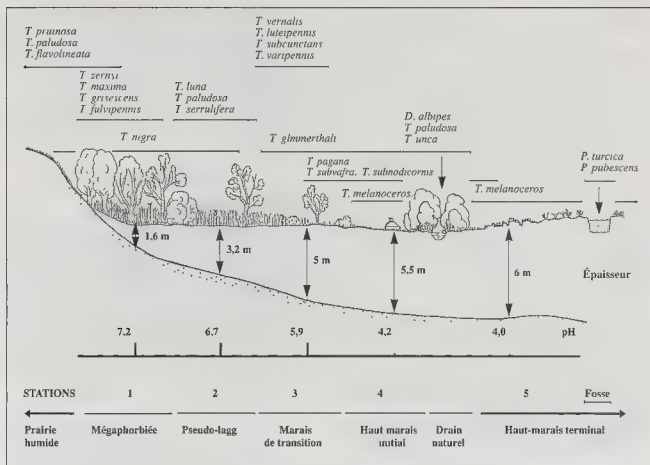


FIG. 2.— Structure spatiale du peuplement de Tipulides dans les groupements végétaux d'une tourbière acide.
Spatial structure of Tipulids in every plant community of Chambedaze

émergence mais, afin d'augmenter la précision des analyses phénologiques, nous avons de plus tenu compte des individus récoltés au filet à main dans trois tourbières voisines situées à 1200 m d'altitude (Chambedaze, la Godivelle, la Barthe). Pour chaque espèce le nombre total d'individus capturés ainsi que le groupe syntopique auquel elle appartient figurent sur le tableau III.

A cette altitude les premières tipules apparaissent fin avril et les dernières disparaissent au début du mois de novembre. Entre ces deux dates le peuplement présente un maximum de variété en juin-juillet, puis un autre en septembre-octobre.

Les périodes d'apparition de chaque espèce sont souvent très brèves ; onze espèces ne sont en effet présentes que pendant une période ne dépassant pas cinq semaines alors que trois espèces seulement occupent la strate aérienne pendant deux ou trois mois.

On notera que cinq espèces tyrophiles et tyrophobes à larves édaphiques, sur les sept reconnues, occupent seules la strate aérienne depuis la mi-septembre

jusqu'au début novembre. Les deux autres espèces tyrophiles apparaissent de la fin avril jusqu'au 20 juin (*T. subnodicornis*) et de la mi-juin à la mi-juillet (*T. vernalis*).

Inversement, la plupart des espèces des groupements eutrophes et mésotrophes (*T. maxima*, *T. flavolineata*, *T. pruinosa*, *T. zernyi*, *T. fulvipennis* et *T. paludosa*) apparaissent dans la strate aérienne sur de longues périodes (mi-juin à fin septembre).

Structures pondérales

La structure pondérale du peuplement peut s'exprimer en prenant comme unité de mesure le nombre d'individus capturés au niveau de chaque station. En utilisant cette unité d'évaluation la quantité de tipules produite apparaît identique dans les stations 1 et 4 ; elle est forte au niveau de la station 3, très faible dans la station 5 et pratiquement nulle dans la station 2 (TAB. I).

Par contre, si la structure du peuplement est exprimée, non plus en nombre d'individus, mais en poids sec produit par m² et par an, nous obtenons des valeurs et une courbe

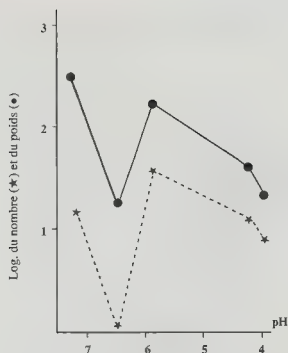


FIG. 3.— Relation entre la biomasse des Tipulides et le pH du biotope : (★) logarithme du nombre des Tipulides capturés ; (●) logarithme du poids sec/m²/an.

Variations in Tipulid biomass according to variations of pH. Biomass expressed as logarithm of number of insects caught per m² per year (★), or as logarithm of dry weight per m² per year (●).

assez différente de la précédente (FIG. 3, TAB. IV). Avec cette unité d'évaluation le poids moyen du peuplement de la station 1 dépasse celui de la station 3 ; la station 4 qui produit pourtant autant de tipules que la station 1 perd alors les 3/4 de son importance.

Les causes de ces variations dans l'expression des structures pondérales du peuplement sont à rechercher dans le poids moyen des espèces qui se développent le long du transect (TAB. IV).

DISCUSSION

STRUCTURES SPATIALES

Dans un précédent article concernant les Diptères limonides (BRUNHES & VILLEPOUX, 1991) nous avons montré que, dans le peuplement de limonides, près d'un quart des espèces recensées le long du transect sont capables de se développer au moins dans quatre stations. Chez les tipules aucune espèce ne se révèle suffisamment ubiquiste pour se développer dans des sols aussi différents que ceux des stations 1, 2, 3 ou 4-5. Chaque espèce de tipule, ainsi que l'avait déjà observé FREEMAN (1967) le long d'un transect

TABLEAU IV.— Production en Tipulides dans les 5 groupements étudiés (mg/m²/an). Variations in Limonid biomass produced in the 5 communities data expressed in dry weight per m² per year

ESPÈCES CAPTURÉES (N=14)	Poids moyen de l'espèce Mâle + Femelle 2	PRODUCTION AU NIVEAU DES 5 STATIONS (poids sec en mg/m ² /an)				
		1	2	3	4	5
<i>Tipula flavolineata</i>	20,1	20,1				
<i>Tipula fulvipennis</i>	38,5	115,5				
<i>Tipula griseocens</i>	16,5	16,5				
<i>Tipula maxima</i>	57,3	57,3				
<i>Tipula pruinosa</i>	5,6	5,6				
<i>Tipula zernyi</i>	11,0	77,0				
<i>Tipula paludosa</i>	23,6		23,6			
<i>Tipula vernalis</i>	15,3			30,6		
<i>Tipula luteipennis</i>	14,7			176,4		
<i>Tipula pagana</i>	3,1			6,3		
<i>Tipula melanoceros</i>	4,0				4,0	
<i>Tipula gimmerthali</i>	3,7			67,5	11,1	3,7
<i>Tipula subvastra</i>	4,5			9,0		4,5
<i>Tipula subnodicornis</i>	4,8			33,6	48,0	24,0
Nbre Tipulides capturés		14	1	43	14	7
Poids sec total		292	23,6	323,4	63,1	32,2
Nombre de pièges utilisés		3	3	4	3	3
Production de Tipulides mg sec/m ² /an		194,6	15,7	161,7	42,0	21,5

analogue, apparaît centrée sur un seul type de sol : « *The twenty-three species of Tipula found was restricted to one, or less commonly two, of the five plant communities* ».

Les deux espèces les plus ubiquistes parmi celles que nous avons capturées le long du transect semblent être *T. paludosa* et *T. vernalis*. BRINDLE (1960) a en effet observé le développement de *T. paludosa* dans des mousses aquatiques ou semi-aquatiques, dans des sols prairiaux et sur les berges des rivières ; nous l'avons personnellement vue éclore en masse de prairies sur tourbe. La seconde espèce (*T. vernalis*) est acidotolérante, elle requiert beaucoup d'humidité mais elle semble pouvoir se développer dans des sols variés pour peu que le pH ne soit pas inférieur à 5.

Les espèces du groupe G1 affectionnent les sols semi-aquatiques riches en matière organique et en bases échangeables. De tels sols permettent le plus souvent le développement d'une mégaphorbiée et d'un couvert arboré important. Les espèces les plus étroitement liées à ce biotope semblent être *T. maxima* et *T. zernyi*.

A l'autre extrémité du transect se rencontrent des espèces acidotolérantes caractéristiques des sols acides de montagne ou des espèces franchement tyrophobies (*T. melanoceros*, *T. subnodicornis*, *T. gimmerthali*) (FREEMAN, 1967 ; DUFOUR, 1986). Ces espèces semblent de plus anatomiquement et physiologiquement adaptées à la ponte dans des groupements végétaux bas et pendant des périodes froides et ventées. Il est en effet remarquable de ne trouver dans la partie la plus ouverte et la plus exposée au vent que des espèces dont les femelles volent mal ou pas du tout. Certaines de ces femelles ont en effet des ailes beaucoup trop courtes pour être fonctionnelles (*T. pagana*, *T. gimmerthali*, *T. luteipennis*) alors que d'autres ont des ailes de taille normale mais ont perdu les muscles susceptibles de les mettre en mouvement (*T. subnodicornis*). Quant aux femelles de *T. melanoceros* et de *T. subvafra* elles ne semblent capables de voler qu'après s'être allégées de leur ponte (BRUNHES & DUFOUR, 1984 ; DUFOUR & BRUNHES, 1984).

En associant cette perte totale ou partielle de l'aptitude au vol des espèces tyrophobies à la sténopathie des larves mise en évidence ci-dessus on ne peut qu'être frappé par l'extrême adaptation des tipules aux différentes dimensions de leur niche écologique (lieu de développement des larves, structure de la végétation dans laquelle émergent les adultes, période d'occupation de la strate aérienne).

STRUCTURES TEMPORELLES

L'analyse des structures temporelles du peuplement de tipules (TAB. III) montre en premier lieu que la strate aérienne est occupée par ces insectes depuis le mois d'avril jusqu'au mois de novembre. Les deux périodes pendant lesquelles ce peuplement est le plus diversifié sont le début de l'été (juin-juillet) et l'automne (septembre-octobre). Tout se

passé donc comme si ce biotope humide et froid s'animait plus particulièrement pendant les saisons les plus fraîches mais cependant sans couvert neigeux permanent.

On notera en second lieu que les espèces tyrophobies apparaissent au printemps et en automne : la première espèce à éclore dans la tourbière est en effet *T. subnodicornis* alors que les cinq espèces les plus tardives sont aussi les cinq espèces tyrophobies restantes. Un lien est ainsi mis en évidence entre espèces des groupements oligotrophes et espèces des saisons les plus froides.

L'analyse des structures temporelles du peuplement de limonides a aussi montré (BRUNHES & VILLEPOUX, 1991) que les espèces ubiquistes sont présentes au moins pendant deux mois dans la strate aérienne et parfois même pendant des périodes atteignant quatre mois. Inversement les espèces sténotopes qui ne se développent que dans une seule ou au maximum deux stations, n'occupent la strate aérienne que pendant des périodes généralement très brèves et ne dépassant pratiquement jamais deux mois.

Les structures du peuplement de tipules permettent de retrouver cette observation effectuée chez les limonides ; les espèces de tipules se sont en effet toutes révélées sténotopes et en même temps sténochrones. La principale différence avec le peuplement de limonides réside dans l'absence d'espèces eurychrones et d'espèces eurytopes.

Le lien entre sténochronie et sténotopie se confirme donc ici et se renforce par la mise en évidence d'une sténochronie particulière liée aux périodes froides pour les espèces vivant dans le micro-climat froid propre aux tourbières.

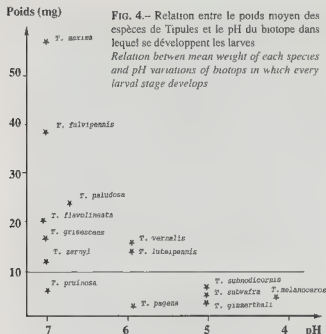
STRUCTURES PONDÉRALES

L'étude de la structure pondérale du peuplement de limonides (BRUNHES & VILLEPOUX, 1991) a mis en évidence une relation de proportionnalité entre production primaire et production secondaire le long du même transect ; ainsi, la station 1 produit beaucoup plus de Limonides que la station 5 où la production primaire est aussi la plus faible.

Les tipules capturées sont environ 20 fois moins nombreuses que les limonides et de ce fait les résultats obtenus ici, particulièrement ceux concernant les structures numériques, sont probablement un peu moins précis.

Ces résultats montrent cependant très clairement que la station 2 est pratiquement délaissée par les tipules, alors que la station 3 fournit le plus grand nombre d'individus au m²/an (FIG. 3). Dans cette station se développent en effet à la fois des espèces sténotopes (G3) et des espèces tyrophiles provenant des groupements oligotrophes voisins (G3-5). Cette station 3 fonctionne donc comme un écotone où cohabitent espèces sténotopes et espèces des biotopes voisins.

La comparaison des deux courbes portées sur la figure 3 met en évidence que, si la production exprimée en nombre d'individus est plus faible dans la station 1 que



dans la station 3, la production secondaire exprimée en poids sec est pratiquement la même dans ces deux stations. Ce phénomène est imputable à la taille et au poids plus élevé des espèces qui se développent dans les groupements eutrophes (TAB. IV et FIG. 4). Les espèces qui se développent dans les mégaphorbiées ou les groupements arborés denses sur sol eutrophes sont en effet de poids variables mais généralement élevés. Par contre les espèces se développant dans les sols oligotrophes, acides, occupés par des groupements muscinaux, sont toutes des espèces petites et légères (FIG. 4).

Une observation tout à fait identique a été faite en ce qui concerne l'évolution du poids moyen des Limonides en fonction du pH du sol et des bases échangeables disponibles (BRUNHES & VILLEPOUX, 1991 ; JULVE *et al.*, 1989).

CONCLUSION

Les principales observations effectuées lors de l'analyse des structures de peuplement de limonides se confirment donc en ce qui concerne le peuplement de tipulides :

- un lien, dont la nature reste à préciser, semble exister entre espèces ubiquistes/eurychrones et espèces sténopotes/sténochrones.

- la production secondaire évolue le long du transect proportionnellement à la production primaire. Cependant, la

station 2 où ne se développe pratiquement aucune espèce de tipule constitue une rupture dans cette progression.

- pour un même genre d'insectes, les espèces dont les larves se développent dans les sols riches en bases échangeables (eutrophes) sont plus grandes et plus lourdes que les espèces des sols oligotrophes.

Les deux principales originalités de ce peuplement de tipulides résident dans la sténochronie généralisée des larves et dans la sténochronie des adultes qui présentent de plus une grande adaptation aux climats et à la structure de végétation (perte de l'aptitude au vol des femelles par la brachyptérie ou la perte des muscles du vol).

BIBLIOGRAPHIE

- BRINDLE, A., 1960.— The larvae and pupae of the British *Tipulinae* (Diptera : *Tipulidae*). *Trans Soc Brit Ent.*, 14 : 64-114.
- BRUNHES, J., 1981.— Caractéristiques et performances d'un piège à émergence destiné à l'étude des Insectes à larves édaphiques ou aquatiques. *L'Entomologiste*, 37 (3) : 126-131.
- BRUNHES, J. & DUFOUR Ch., 1984.— Les différentes étapes de la perte de l'aptitude au vol chez les Tipulides et les Limonides (Diptera, Nematocera) vivant sous climat froid. *Bull. Ecol.*, 15 : 185-198.
- BRUNHES, J., 1990.— Les Limonides des tourbières acides du Massif central et des groupements végétaux périphériques (Dipt. : *Tipuloidea*). *Bull. Soc Ent Fr.*, 94 (7-8) : 247-258.
- BRUNHES, J. & VILLEPOUX, O., 1991.— Etudes structurales et dynamiques sur les écosystèmes de tourbières acides. II - Le peuplement des Diptères Limonides. *Bull. Ecol.*, 21 (4) : 91-104.
- COULSON, J. C., 1962.— The biology of *Tipula submodicornis* Zetterstedt with comparative observations on *Tipula paludosa* Meigen. *J. Anim. Ecol.*, 31 : 1-21.
- CRAMER, E., 1968.— Die Tipuliden des Naturschutzparks Hoher Vogelsberg (BRD, Hessen). *Dt. ent. Z.N.F.*, 15 : 133-232.
- DUFOUR, Ch., 1986.— Les *Tipulidae* de Suisse (Diptera, Nematocera). *Doc. faun. helv.*, 2 : 1-336. Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel édit.
- DUFOUR, Ch. & BRUNHES, J., 1984.— Les *Tipulidae* brachyptères de la région paléarctique occidentale avec les descriptions des femelles holopères de *Tipula* (*Savishenkia*) *gummerthali* Lackschewitz et de *Tipula* (*Platytipula*) *luteipennis* agilis ssp. n. (Diptera, *Tipulidae*). *Bull. Soc. Ent. Suisse*, 57 : 133-151.
- FREEMAN, B. E., 1967.— Studies on the ecology of larval *Tipulinae* (Diptera, *Tipulidae*). *J. Anim. Ecol.*, 36 : 123-146.
- JULVE, Ph., BRUNHES, J. & MIOUZE, C., 1989.— Etudes structurales et dynamiques sur les écosystèmes de tourbières acides. I - Dynamique des groupements végétaux et hydrologie d'une tourbière de l'étage montagnard du Massif central. *Bull. Ecol.*, 20 : 15-26.
- VILLEPOUX, O., 1990.— Répartition des araignées épigées dans une tourbière à sphaignes. *Acta. Zool. Fennica*, 190 : 379-385.

LA VÉGÉTATION DES SOLS RÉCENTS DANS LE SUD-OUEST MALGACHE : EXEMPLE DE TULEAR GÉNÉRALITÉS ET MÉTHODES

I - LA SÉRIE DES ALLUVIONS FLUVIATILES*

Geneviève THOMASSON & Marc THOMASSON

Laboratoire de Botanique Tropicale - 12, rue Cuvier, 75005 Paris

SUMMARY (original scientific paper)

THE VEGETATION OF RECENT SOILS OF THE SOUTH WEST OF MADAGASCAR - EXAMPLE OF TULEAR - GENERALITIES AND METHODS. I. SUCCESSION OF FLUVIAL/FLUVIAL DEPOSITS

The authors study the dynamism of the alluvial deposits vegetation in the South West of Madagascar. Alluvial bare soils are first colonized by grasslands. Then woody species progressively supplant the herbaceous ones and the most advanced stages of vegetation are represented by riparian forests. Mangrove first grows on alluvial deposits under tide action. The elevation of these deposits induces a decrease of maritime influences and the installation of terrestrial species: first herbaceous and then woody. Mangrove trees gradually disappear and the vegetation evolves to thickets.

KEY WORDS : Madagascar - Recent soils - Alluviums - Successions of vegetation - Dynamism of vegetation.

RÉSUMÉ (travail original)

L'étude du peuplement végétal des alluvions fluviales dans le Sud Ouest de Madagascar permet de suivre le dynamisme de la végétation. Le sol nu des banquettes alluviales récemment déposées est tout d'abord colonisé par une végétation de type prairie. Au fil du temps, des espèces ligneuses envahissent ces prairies, supplantant progressivement les herbacées, et le stade évolutif final est représenté par des peuplements arborescents fermés, à tapis herbacé absent ou très discontinu, qui correspondent à des forêts denses sèches (forêts galeries). A proximité de la mer, les dépôts alluviaux soumis à l'action des marées portent tout d'abord une mangrove. La diminution des influences maritimes (par surélévation des banquettes alluviales) se traduit par l'installation d'espèces terrestres, herbacées puis ligneuses, au détriment des arbres de mangrove qui finissent par disparaître, et la végétation évolue vers des peuplements arbustifs denses, pratiquement dépourvus de strate herbacée, et qui sont typiquement des fourrés.

MOTS CLÉS : Madagascar - Sols récents - Alluvions - Séries de végétation - Dynamisme de la végétation.

INTRODUCTION

Des peuplements constitués d'espèces ou de genres à vaste répartition se retrouvent dans l'ensemble des régions littorales du monde tropical, avec une physiologie semblable et des groupements homologues possédant des espèces vicariantes, voire communes (cf. par exemple pour l'Afrique les travaux de ADAM, 1965, LEBRUN, 1969,

TROCHAIN, 1940, VANDEN BERGHEN, 1979, et pour l'Amérique ceux de CARLTON, 1977, DANSEREAU, 1947...). Cette végétation, quoique floristiquement peu diversifiée et peu originale, se révèle extrêmement variée dans le détail.

Dans le sud ouest malgache, les sols récents (sols hydromorphes dérivés des sols de mangrove, alluvions fluviales, sables des cordons dunaires littoraux) portent de

*Manuscrit reçu le 21 mai 1991 ; version révisée acceptée pour publication le 20 novembre 1991

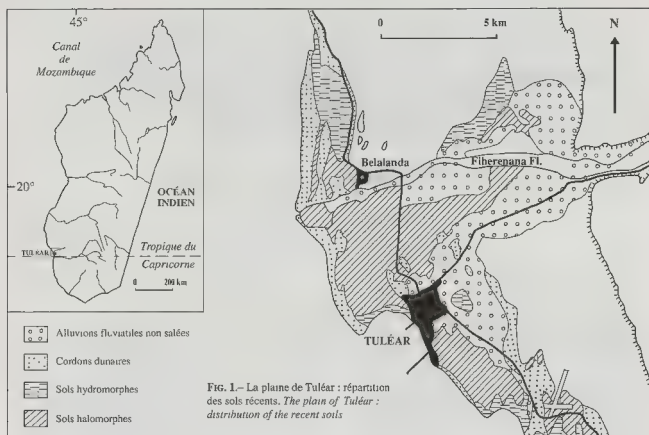


FIG. 1.— La plaine de Tuléar : répartition des sols récents. *The plain of Tuléar : distribution of the recent soils*

tels peuplements dont la rapide évolution illustre la multiplicité des voies adoptées par la végétation en fonction des modifications progressives du milieu pour s'acheminer vers le climax local, représenté par des fourrés xérophiles. Ce travail a pour but de définir de quelle façon, à partir d'un stade pionnier (la mangrove par exemple), les stades ultérieurs vont pouvoir se diversifier, constituant autant de séries d'abord divergentes et qui, par la suite, vont converger vers le climax.

Cet article est limité à l'étude de la végétation des alluvions fluviales mais constitue le premier volet d'un travail d'ensemble consacré au peuplement végétal des sols récents des environs de Tuléar. Aussi nous a-t-il paru utile de présenter dès maintenant la quasi totalité de ces milieux dont les rapports complexes rendraient par ailleurs difficile et artificielle toute description partielle. De même seront exposées ici les méthodes utilisées tout au long du travail.

LE MILIEU

La figure 1 situe la région ayant fait l'objet de cette étude. L'essentiel du travail a été mené dans le delta du Fiharenana ; quelques observations ont également été faites dans la vallée du fleuve jusqu'à une soixantaine de kilomètres en amont de l'embouchure.

Le climat

Il se caractérise par une saison sèche extrêmement accusée, pouvant atteindre 12 mois ; les précipitations sont faibles (350 mm de moyenne annuelle) et très irrégulières, les fluctuations pluviométriques autour de la moyenne pouvant atteindre 70 % en déficit et dépasser 100 % en excédent. HUMBERT & COURS DARNE (1965) ont produit une carte bioclimatique générale et KOEHLIN *et al.* (1974) ont signalé les grandes variations des pluviométries dans la région étudiée, le minimum des pluies s'enregistrant à Anakao à 30 km au sud de Tuléar.

La température moyenne est d'environ 24 °C avec une amplitude moyenne annuelle voisine de 7 °C ; il est vraisemblable que des variations locales existent, mais les enregistrements thermiques fiables font défaut.

Les sols

Les sols des zones étudiées (une classification de ces sols a été produite par SOURDAT, 1970) dérivent de l'évolution soit de sols de mangrove sablo-vaseux à argileux (WEISS, 1973 c), soit d'alluvions fluviales (sableuses à sablo-vaseuses), soit de dunes vives littorales. Ces trois types s'interpénètrent fréquemment, les sols de mangrove pouvant être recouverts par des alluvions fluviales ou par des apports sableux éoliens en provenance des dunes vives.

A partir des sols de mangrove, toute une série pédologique peut ainsi s'observer. Le premier terme de cette série se développe lorsque la mangrove se trouve isolée de la mer par la mise en place, sous l'action du vent, de cordons dunaires littoraux. Le milieu reste plus ou moins inondé et est progressivement dessalé par lessivage sous l'action de l'écoulement des eaux souterraines (voir en particulier DOMERGUE, 1975). Par ailleurs, les aires sablo-vaseuses et vaseuses peuvent être recouvertes par des apports sableux d'origine éolienne, selon deux modalités : d'une part, translation des dunes, qui aboutit à un ensablement important ; d'autre part, ensablement plus faible et périodique déterminant une structure microstratifiée (DERIGEARD, 1963).

Les sols différenciés à la suite de ces phénomènes se révèlent très divers car l'épaisseur des horizons sableux d'apport est très variable. Les choses se compliquent encore dans le delta du Fiherenana où, aux apports éoliens, viennent s'ajouter des apports alluviaux, souvent constitués d'éléments fins.

En définitive, les sols rencontrés au cours de ce travail sont extrêmement diversifiés pour ce qui est de leur structure, texture, salinité, hydromorphie...

La végétation

Cette diversité des sols se reflète au niveau des types de végétation : peuplements à dominante herbacée ou ligneuse cohabitent en effet selon les conditions locales. Les prairies sont tantôt très ouvertes, tantôt fermées ; leur hauteur est très variable ; certaines sont plus ou moins inondées ; d'autres peuvent être parsemées d'arbustes. Les peuplements à strate ligneuse dominante sont généralement de type fourré et plus ou moins denses ; on peut enfin rencontrer, en bordure des cours d'eau, de véritables forêts galeries.

Les données bibliographiques concernant cette végétation sont fragmentaires. On pourra toutefois trouver quelques informations intéressantes dans les travaux de BLOOT (1971), BOSSER & HERVIEU (1958), GRAFFIN (1964), THOMASSON (1981 b).

Nous ne traiterons pas des groupements véritablement pionniers tels que ceux des dunes vives ou la mangrove, déjà étudiés par ailleurs (THOMASSON, 1981 a, WEISS, 1972, 1973 a, b, c et d). De la même façon, nous ne ferons qu'évoquer les stades les plus évolués de la végétation tels que la forêt des alluvions (au sens de PERRIER DE LA BATHIE, 1921) ou le fourré des sables jaunes (THOMASSON, 1982).

Le facteur biotique

L'influence humaine est très sensible dans les zones qui nous intéressent ici car elles constituent bien souvent les seuls pâturages disponibles. Le cheptel compte essentiellement des zébus et des chèvres, l'élevage du mouton étant quant à lui peu pratiqué dans la région en raison d'interdits alimentaires.

Les prairies où dominent *Paspalum vaginatum* et/ou *Sporobolus virginicus* sont, d'autre part, exploitées dans la plaine de Tuléar pour la confection des pelouses dans les jardins urbains : des plaques de prairie d'une dizaine de centimètres d'épaisseur sont découpées pour être transplantées, ce qui conduit à la mise à nu de la terre avec ablation des couches superficielles humifères. Cette forme de dégradation permet de suivre la reconstitution de la prairie, qui s'effectue généralement en 2 à 4 ans.

Certaines stations à vocation agricole voient leur peuplement végétal primitif profondément modifié. Ces stations correspondent essentiellement aux banquettes alluviales où la rotation des cultures est suffisamment rapide pour que l'évolution de la végétation vers des groupements ligneux soit bloquée.

Les espèces ligneuses sont quant à elles exploitées pour leur bois (bois de feu et charbon de bois), qu'il s'agisse des arbres de la mangrove ou ceux de terre ferme.

MÉTHODES

Des inventaires floristiques ont été établis pour des parcelles de 100 mètres carrés (159 relevés pour l'ensemble du travail ; 26 d'entre eux correspondent à la végétation des alluvions). Une analyse différentielle, qui ne sera pas détaillée ici, a permis de classer ces relevés et de préciser les données acquises précédemment (THOMASSON, 1981 b).

Nous avons d'autre part évalué la fréquence de cooccurrence des 64 espèces se rencontrant au moins trois fois dans nos 159 relevés prises 2 à 2, cette fréquence étant définie comme la quantité :

$$Q = \frac{200c}{a+b}$$

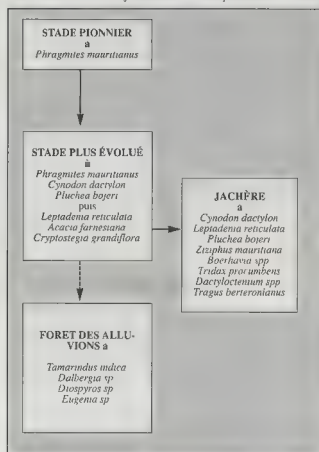
avec a = nombre de présences de l'espèce A dans l'ensemble des relevés ; b = nombre de présences de l'espèce B dans l'ensemble des relevés ; c = nombre de cooccurrences des espèces A et B.

L'étude de la matrice des coefficients de cooccurrence Q a permis (méthode des dendrites) de classer les espèces en fonction de leurs affinités, de définir des groupes d'espèces qui, croissant préférentiellement ensemble, ont valeur de groupes écologiques, et de voir de quelle façon ces groupes s'articulent entre eux, ce qui traduit en particulier la façon dont la flore évolue avec la modification progressive du milieu.

L'analyse de l'ensemble des données ci-dessus permet de proposer un schéma évolutif de la végétation en fonction de la dynamique des sols.

Par ailleurs, des transects linéaires ont été effectués dans quelques peuplements afin d'en illustrer la structure et certains aspects évolutifs.

TABLEAU I.—Schéma récapitulatif de l'évolution de la végétation des alluvions non salées.
Summary diagram of the vegetation evolution of no salted alluvial deposits.



RÉSULTATS

En définitive, quatre séries principales de végétation ont pu être reconnues, dont deux se subdivisent chacune en deux sous-séries :

Série I : série des alluvions fluviales.

Sous-série Ia : alluvions non salées

Sous-série Ib : alluvions déposées sur d'anciens sols de mangrove, dans des zones proches de l'embouchure et pouvant être plus ou moins salées par infiltration.

Les séries suivantes feront l'objet d'un autre article :

Série II : série hygrophile ou série des marais d'arrière mangrove.

Série III : série halophile ou série des « sansoures » (au sujet de l'utilisation de ce terme, voir BIGOT, 1971).

Série IV : série psammophile ou série des sables jaunes.

Sous-série IVa : dunes en voie de stabilisation.

Sous-série IVb : apports sableux progressifs sur des peuplements des séries II et III.

Les différentes séries détaillées ci-dessus - mise à part la sous-série des alluvions non salées - ont des stades ini-

taux halophiles à des degrés divers et bien souvent, le stade pionnier est constitué par une mangrove (la sous-série IVa elle-même peut succéder à la mangrove par translation des dunes, voir plus haut). De façon générale, leur évolution se fait dans le sens d'une halophilie décroissante, accompagnée le plus souvent d'un assèchement progressif des horizons supérieurs du sol.

SÉRIE I : SÉRIE DES ALLUVIONS FLUVIALES

Sous-série Ia : Les alluvions non salées

L'essentiel des observations a été fait dans la vallée du Fiherenana. Les résultats obtenus sont tout à fait similaires dans d'autres zones alluviales que nous avons pu observer (par exemple les vallées de la Manombo plus au Nord et de l'Onilahy vers le Sud).

Le groupe écologique correspondant aux premiers stades de cette série compte six espèces :

Phragmites mauritanus
Cynodon dactylon
Leptadenia reticulata
Pluchea bojeri
Acacia farnesiana
Cryptostegia grandiflora

L'espèce véritablement pionnière est *Phragmites mauritanus* qui forme tout d'abord des peuplements purs sur les banquettes alluviales les plus basses. L'élévation progressive des banquettes, en diminuant la fréquence d'immersion du peuplement, va permettre le développement de *Cynodon dactylon* et *Pluchea bojeri*. Ce stade, où ces trois espèces sont souvent accompagnées de *Lippia nodiflora*, peut encore être immergé à la faveur des crues. Lorsque l'élévation des banquettes devient telle qu'elles ne sont plus qu'exceptionnellement atteintes par les crues du fleuve, s'installent *Leptadenia reticulata*, *Acacia farnesiana* et *Cryptostegia grandiflora*.

Au fur et à mesure que l'influence des crues diminue, ainsi qu'on peut l'observer sur les banquettes les plus élevées, *Phragmites* va petit à petit disparaître, suivi de *Pluchea bojeri*. La strate ligneuse va se diversifier et le stade final peut être trouvé dans la forêt des alluvions (au sens de PERRIER de la BATHIE, 1921), formation puissante de 20 à 25 m avec, entre autres, de nombreux *Tamarindus indica*, des *Dalbergia*, des *Diospyros*, des *Eugenia* etc., et parfois d'assez nombreuses Orchidées épiphytes. Une évolution très comparable est signalée par LEBIGRE (1988) pour la végétation des alluvions de la Tsiribihina.

L'abondance des cultures sur banquettes alluviales dans tout le cours du Fiherenana ne permet malheureusement pas de reconstituer pas à pas cette évolution. Rares sont les reliques de la forêt des alluvions : sur les 60 km du cours inférieur du Fiherenana nous n'avons observé qu'une seule de ces reliques qui était par ailleurs fort dégradée. Les banquettes anciennes, actuellement défrichées, subissent des cycles culturels qui alternent avec

des jachères où se développent, en mélange avec des rudérales (*Tridax procumbens*, *Tragus berteronianus*, *Dactyloctenium spp.*, *Boerhavia spp.*...) soit *Cynodon dactylon* qui est ici à la fois pionnière et rudérale, soit *Leptadenia reticulata* (parfois ces deux espèces en mélange), pour former un tapis continu surmonté d'une strate ligneuse de densité variable essentiellement composée d'*Acacia spp.*, avec *Pluchea bojeri* et souvent *Ziziphus mauritiana*.

Une forêt galerie existe également en bordure du fleuve. Développée sur des éboulis, au pied des reliefs calcaires, cette forêt (forêt des bords de cours d'eau au sens de PERRIER de la BATHIE, 1921) ne semble pas avoir la même signification que la forêt des alluvions ; on peut citer, parmi ses espèces les plus remarquables, *Tamarindus indica*, *Dalbergia sp.*, *Eugenia sakalavarum*, *Adina microcephala*, *Ficus coccinifolia ssp. sakalavarum*, *Buddleia sp.*, *Mucuna pruriens*, *Abrus precatorius*...

Une coupe schématique de la vallée du Fiherenana (FIG. 2) effectuée à environ 50 km en amont de l'embouchure permet de préciser les quelques données ci-dessus. Le tableau I récapitule l'évolution de la série des alluvions non salées.

Pour terminer, on peut citer les peuplements à *Typha angustifolia* qu'on rencontre au niveau d'anciens méandres restés plus ou moins inondés. Ces peuplements, où *Typha* peut être accompagné de *Phragmites mauritia-*

nus et de *Pluchea bojeri*, sont fréquents dans la vallée de l'Onilahy mais ont une signification toute différente de celle des marais dont nous parlerons ultérieurement en étudiant la série hydrophile, malgré une physionomie et une composition floristique très comparables.

Sous-série I b : les alluvions plus ou moins salées

Toutes nos observations sont faites dans l'estuaire du Fiherenana. Le milieu y est complexe du fait de la proximité de la mer et ses variantes sont fonction de la distance à la mer et de l'intensité de ses effets (immersion lors des marées, embruns, remontées de la nappe phréatique salée). Les alluvions qui nous intéressent ici sont exceptionnellement soumises à l'action des grandes marées lors de dépressions cycloniques. Elles présentent de ce fait une salinité plus ou moins marquée, ainsi que le signale GRAFFIN (1964). Aucune mesure précise n'a été faite.

Le groupe écologique des stades initiaux est voisin - de celui de la sous-série précédente avec, en commun :

Phragmites mauritanus
Cynodon dactylon
Leptadenia reticulata
Acacia farnesiana
Cryptostegia grandiflora

L'halophilie du peuplement est ici caractérisée par le remplacement de *Pluchea bojeri* (qu'on peut toutefois rencontrer par places) par *P. grevei* et l'apparition de *Sporobolus virginicus* qui se comporte comme une espèce

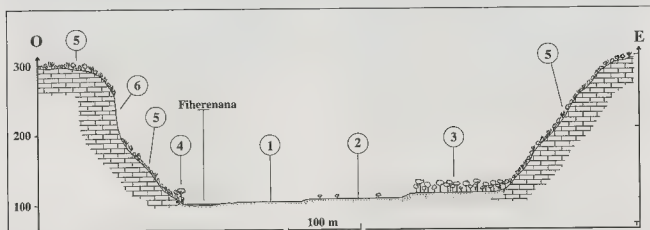


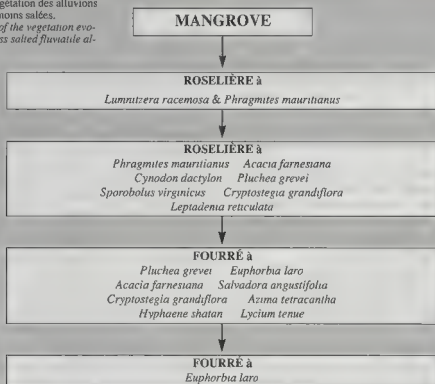
FIG. 2.— Coupe schématique de la vallée du Fiherenana à une cinquantaine de kilomètres en amont de l'embouchure

- 1 : Banquette alluviale inférieure occupée par une roselière à *Phragmites mauritanus*, *Pluchea bojeri*, *Cynodon dactylon*, *Leptadenia reticulata* et *Acacia farnesiana*
- 2 : Banquette alluviale moyenne avec une mosaïque de cultures et de jachères à *Cynodon dactylon*, *Leptadenia reticulata* et *Acacia spp*
- 3 : Forêt des alluvions sur banquette alluviale supérieure.
- 4 : Forêt des bords de cours d'eau.
- 5 : Fourré xérophile calcicole
- 6 : Végétation rupicole à *Pachypodium lamerei* Drake et *Aloe viguieri* H. Perr. L'échelle des altitudes est exprimée en mètres

Schematic transect of the Fiherenana valley about fifty kilometres before the mouth

- 1 : Lower alluvial bank with *Phragmites mauritanus*, *Pluchea bojeri*, *Cynodon dactylon*, *Leptadenia reticulata* and *Acacia farnesiana*
- 2 : Middle alluvial bank of mixing farming and fallow lands with *Cynodon dactylon* and *Acacia spp*
- 3 : Superior alluvial bank with alluvial forest.
- 4 : Riverside forest
- 5 : Xerophytic calcicolous thicket
- 6 : Rupicolous vegetation with *Pachypodium lamerei* and *Aloe viguieri*. The scale of height is in metres

TABLEAU II.—Schéma récapitulatif de l'évolution de la végétation des alluvions fluviales plus ou moins salées.
Summary diagram of the vegetation evolution of more or less salted fluvial alluvial deposits



alternative de *Cynodon dactylon* en fonction de la salinité et de l'humidité du sol. *Sporobolus virginicus*, « surtout mais non exclusivement psammophile » (LEBRUN, 1969) est en effet une espèce très tolérante vis-à-vis de l'eau et du sel (BREEN *et al.*, 1977).

Lorsque des alluvions fluviales viennent se déposer dans des zones d'arrière mangrove, déjà isolées des influences maritimes mais encore marécageuses et souvent occupées par des peuplements à *Lummitzera racemosa*, *Phragmites mauritianus* s'installe, bientôt suivi de *Pluchea grevei*. De nouveaux apports alluviaux vont conduire à une diminution de l'humidité et à une modification de la texture du sol ; *Lummitzera racemosa* régresse alors peu à peu cependant que les autres espèces du groupe écologique se développent. Par la suite, le peuplement évolue vers un fourré, avec disparition progressive de *Phragmites mauritianus*.

Un exemple de sol portant un stade moyennement évolué de cette série a été étudié à environ 100 m à l'Ouest de la route, à la sortie Nord du village de Belalanda. La végétation comporte :

Pluchea grevei (dominant)
P. bojeri
Acacia farnesiana
Phragmites mauritianus
Cynodon dactylon
Sporobolus virginicus.

Des plages de sol nu laissent apparaître par places des efflorescences salées. C'est un sol à gley avec nappe phréatique à 1 m. La salinité passe de 0,55 ‰ en surface à 1,42 ‰ vers 50-75 cm et retombe à 0,55 ‰ entre 75 et 100 cm.

La flore type des stades les plus évolués de cette série comporte :

Acacia farnesiana
Cryptostegia grandiflora
Pluchea grevei
Hyphaene shatan
Euphorbia laro
Salvadora angustifolia
Azima tetracantha
Lycium tenue
Tamarindus indica

La végétation se présente alors sous forme d'un peuplement arbustif dense, de 4 à 5 m de hauteur, où *Euphorbia laro* finit par être largement dominant. Le tapis herbacé (*Sporobolus virginicus*, *Cynodon dactylon*) est nul ou très discontinu et les lianes n'existent que dans les stations à sols relativement sableux où *Leptadenia reticulata* peut alors être accompagné de *Marsdenia cordifolia*. L'identité de composition et de structure entre ces derniers stades et ceux que nous décrivons ultérieurement en étudiant la série psammophile vaut d'être soulignée.

Le tableau II résume l'évolution de la végétation des alluvions fluviales plus ou moins salées.

CONCLUSION

Le stade évolutif ultime du peuplement des sols alluviaux nus ou des anciennes mangroves envahies par ces mêmes alluvions fluviales correspond à des peuplements forestiers.

Des groupements psammophiles herbacés à *Phragmites mauritanicus* s'installent tout d'abord, pour évoluer vers des formations où quelques ligneux apparaissent (*Acacia farnesiana*, *Cryptostegia grandiflora*). L'éventuelle salinité du sol se traduit par la présence de *Pluchea grevei*, cependant que *P. bojeri* se cantonne dans les zones très peu ou non salées. L'évolution se poursuit par l'apparition progressive d'autres espèces ligneuses pour donner des fourrés à *Euphorbia laro*. Le stade final occupant les banquettes alluviales anciennes est représenté par les forêts d'alluvions à *Tamarindus indica*, *Diospyros* et *Eugenia*.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, J.G., (1965).— La végétation du delta du Sénégal en Mauritanie (le cordon littoral et l'île de Thiong). *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 27 : 121-138.
- BIGOT, L., (1971).— Contribution à l'étude écologique des peuplements halophiles de la région de Tuléar III. Les « sansoures » et les marais. *Ann. Univ. Mad.*, Sc., 8 : 81-94.
- BOSSER, J. & HERVIEU, J., (1958).— Notice sur la carte d'utilisation des sols de la plaine de Tuléar. IRSM, Tananarive, 36 p. multigr.
- BREEN, C.M., EVERSON, C. & ROGERS, K., (1977).— Ecological studies on *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. with particular reference to salinity and inundation. *Hydrobiologica*, 54 (2) : 135-140.
- CARLTON, J.M., (1977).— A survey of selected coastal vegetation communities of Florida. *Florida Marine Research Public*, 30 : 40 p.
- DANSEREAU, P., (1947).— Zonation et succession sur la restinga de Rio de Janeiro I. Halosère. *Rev. Canad. Biologie*, 6 : 448-477.
- DERJIARD, R., (1963).— Note préliminaire sur la localisation et le peuplement de certains atterrissements sablo-vaseux et vaseux intertidaux de la région de Tuléar. *Ann. Univ. Mad.*, Sc., 1 : 201-220 et *Rec. trav. st. mar. Endoume Marseille*, h.s., suppl. N° 1.
- DOMERGUE, C., (1975).— Les eaux souterraines au Nord de Tuléar entre Onilahy et Mangoky (Zone Masikoro-Sud). *Bull. Acad. Malg.*, 51 (2) : 49-53.
- GRAFFIN, P., (1964).— Etude de la station des sols salés de Tuléar. IRSM, Tananarive, 75 p. multigr.
- HUMBERT, H., & COURTS DARNE, G., (1964-65).— Carte internationale du tapis végétal au 1/1000000. *Trav. Sec. Sc. et Tech. Inst. Fr. Pondichéry*, h.s. n° 6.
- KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J.L. & MORAT, P., (1974).— Flore et Végétation de Madagascar. J. Cramer éd. (Vaduz), 1 vol. 687 p.
- LEBIGRE, J.M., (1988).— Le marais de la Tsiribihina Madagascar Paysage végétal et dynamique. *Bois et Forêts des Tropiques*, 215 : 37-60.
- LEBRUN, J., (1969).— La végétation psammophile du littoral congolais. *Acad. Roy. Sc. Outre-mer, Cl. Sc. nat. et méd.*, N.S., 18 (1) : 166 p.
- SOUDART, M., (1970).— Carte pédologique de Tuléar Ambohimahavelona à 1/100 000 en couleurs sur fond IGN (C 58-D 58). Notice multigr., 67 p. et 33 annexes, ORSTOM, Tananarive.
- THOMASSON, M., (1981a).— Groupements végétaux de la plaine de Tuléar (Sud-Ouest malgache). La plage et les dunes vives littorales. *Mad. Rev. de Géol.*, 38 : 53-66.
- THOMASSON, M., (1981b).— Idem. Marais, alluvions récentes et sols salés. *Mad. Rev. de Géol.*, 39 : 83-108.
- THOMASSON, M., (1982).— Idem. Les groupements des sables jaunes. *Mad. Rev. de Géol.*, 40 : 65-82.
- TROCHAIN, J., (1940).— Contribution à l'étude du Sénégal. *Mém. I.F.A.N.*, 2, 433 p.
- VANDEN BERGHEN, C., (1979).— La végétation des sables maritimes de la Basse Casamance méridionale (Sénégal). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.*, 49 : 185-238.
- WEISS, H., (1972).— Etude phytosociologique des mangroves de la région de Tuléar (Madagascar) I. Les mangroves de Sarodrano et de Tuléar. *Téthys suppl.* 3 : 297-319.
- WEISS, H., (1973a).— Idem II. La mangrove du Nord-Fiherenana. *Téthys suppl.* 5 : 315-334.
- WEISS, H., (1973b).— Idem III. Les mangroves d'Ankaloaka, Nord-Ankilibe et Sud-Ankilibe. *Téthys*, 5 (2-3) : 467-492.
- WEISS, H., (1973c).— Idem IV. Compléments pédologiques relatifs aux mangroves de Songorito et de Saint-Augustin. *Téthys*, 5 (2-3) : 493-510.
- WEISS, H., (1973d).— Idem V. Conclusions. *Téthys*, 5 (2-3) : 511-526.

ANNEXE

Inventaire des espèces citées dans le texte

- | | |
|--|--|
| <i>Abrus precatorius</i> L. (Légumineuses) | <i>Marsdenia cordifolia</i> Choux (Asclépiadacées) |
| <i>Acacia farnesiana</i> (L.) Wild. (Légumineuses) | <i>Mucuna pruriens</i> DC. (Légumineuses) |
| <i>Adina microcephala</i> Hiern (Rubiaceae) | <i>Paspalum vaginatum</i> Swartz. (Graminées) |
| <i>Azima tetraacantha</i> Lamk. (Salvadoracées) | <i>Phragmites mauritanicus</i> Kunth (Graminées) |
| <i>Cryptostegia grandiflora</i> R. Br. (Pépiplocacées) | <i>Pluchea bojeri</i> (DC.) H. Humb. (Composées) |
| <i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers. (Graminées) | <i>Pluchea grevei</i> (Baillet) H. Humb. (Composées) |
| <i>Eugenia sakalavaram</i> H. Perr. (Myrtacées) | <i>Salvadora angustifolia</i> Turill (Salvadoracées) |
| <i>Euphorbia laro</i> Drake (Euphorbiacées) | <i>Sporobolus virginicus</i> (L.) Kunth (Graminées) |
| <i>Ficus cocculifera</i> spp. <i>sakalavaram</i> Bak. (Moracées) | <i>Tamarindus indica</i> L. (Légumineuses) |
| <i>Hypochaeris shatan</i> Boj. (Palmaria) | <i>Tragus berteronianus</i> Schult. (Graminées) |
| <i>Leptadenia reticulata</i> Wight (Asclépiadacées) | <i>Tridax procumbens</i> L. (Composées) |
| <i>Lippia nodiflora</i> Michx. (Verbenacées) | <i>Typha angustifolia</i> L. (Typhacées) |
| <i>Lumnitzera racemosa</i> Willd. (Combretacées) | <i>Ziziphus mauritiana</i> Lamk. (Rhamnacées) |
| <i>Lycaium tenue</i> Willd. (Solanaecées) | |

HYDROCHIMIE DES NAPPES DES PRAIRIES HUMIDES DE LA RIVE SUD DU LAC DE NEUCHÂTEL*

Alexandre BUTTLER

Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie, Institut de botanique de l'Université
22, ch. de Chantemerle, 2007 Neuchâtel (Suisse)

SUMMARY (original scientific paper)

HYDROCHEMISTRY OF THE GROUNDWATER IN THE WET MEADOWS OF THE SOUTH SHORE OF LAKE NEUCHÂTEL (SWITZERLAND).

The ground water chemism studied in each soil layer of four wet meadows belonging to the plant associations *Caricetum elatae* and *Orchio-Schoenetum nigricantis* confirms the intensity of the hydromorphic characteristics revealed by the pedological and hydrodynamic studies. The different vegetation groups can be well distinguished by the action of thermodynamic balances (where intervene notably the oxygen, the oxydo-reduction potential, the organic carbon and the iron) but less so by biological balances (where intervene the nitrogen and the phosphorus). The properties of the ground water vary greatly according to soils. Very reducing in peat, the ground water acquires aerobic properties in summer on the surface of reduced gleys with anmoor. In the oxidized humus-bearing gleys with anmoor-hydromull or hydromull, the ground water has few reducing properties and the air penetrates deep into the ground.

KEY WORDS : Hydrochemistry - Hydrodynamics - Hydromorphic soils - Marshes - Wet meadows - Fenland

RÉSUMÉ (travail original)

Le chimisme des nappes, étudié par horizon pédologique dans les sols de quatre types de prairies humides appartenant aux associations du *Caricetum elatae* et de l'*Orchio-Schoenetum nigricantis*, confirme l'intensité des caractères d'hydromorphie mis en évidence par l'étude pédologique et hydrodynamique. Les groupements végétaux se distinguent bien par l'action des équilibres thermodynamiques (où interviennent notamment l'oxygène, le potentiel d'oxydo-réduction, le carbone organique et le fer), mais moins par celle des équilibres biologiques (où interviennent l'azote et le phosphore). Les propriétés des nappes varient beaucoup selon les sols. Très réductrice dans les tourbes, la nappe acquiert des propriétés aérobies en été dans les horizons de surface des gleys réduits à anmoor. Dans les gleys oxydés humifères à anmoor-hydromull ou à hydromull, la nappe est peu réductrice et l'aération du profil se fait jusqu'en profondeur.

MOTS CLÉS : Hydrochimie - Hydrodynamique - Sols hydromorphes - Marais - Prairies humides

INTRODUCTION

En milieu hydromorphe, la charge chimique de l'eau du sol constitue un facteur prépondérant pour la végétation, puisque cette eau se trouve la plupart du temps sous la forme d'une nappe servant de « pool » nutritif aux végétaux. Les caractéristiques physico-chimiques de cette nappe peuvent varier dans le temps et dans l'espace et sont en relation étroite avec la matrice minérale du sol, l'activité biologique dans ce dernier (production de CO₂, NO₃, SO₄), la végétation (lessivage des feuilles, dégradation de la litière) et le (micro) climat (température, précipitations,

aération du sol). En milieu riverain s'ajoute encore l'influence du lac, particulièrement en période de crue.

Créés il y a une centaine d'années à la suite de la Correction des eaux du Jura, les milieux humides de la rive sud du lac de Neuchâtel constituent un écosystème particulièrement remarquable (BUTTLER, 1983, 1987). La jeunesse des sols permet une observation presque « en temps réel » des premiers stades de la pédogenèse en milieu hydromorphe. La grande diversité de la végétation (BUTTLER & GALLANDAT, 1990), alliée à des conditions de nappe variées, provoque la formation de nombreux types de sols (BUTTLER *et al.* 1985, BUTTLER & GOBAT, 1991).

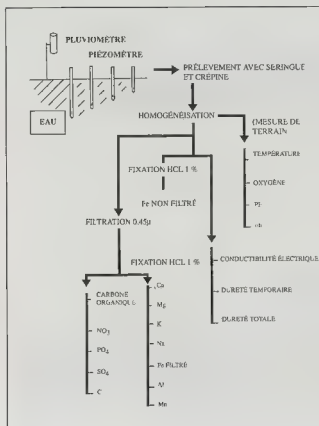


FIG. 1.— Organigramme des analyses physico-chimiques de l'eau des nappes.

Dans cet article, l'approche écologique des prairies humides est complétée par la description des variations spatiales et temporelles de l'hydrochimie des nappes. Les caractères des nappes sont mis en évidence avec les groupements végétaux et les types de sols. L'importance de la productivité et des cycles biogéochimiques est abordée sous l'angle de la gestion des marais.

Les prairies étudiées correspondent à des associations développées sur sédiments meubles et profonds et font partie :

- soit de la série évolutive infra-aquatique :

1) prairie mésotrophe à Laïche élevée (*Caricetum elatae*, var. à *Carex lasiocarpa*), avec un sol du type tourbe eutrophe sur anmoor. Cette tourbe récente est liée à la présence d'une nappe phréatique permanente élevée et très constante, sans inondation directe par le lac ;

2) prairie eutrophe à Laïche élevée (*Caricetum elatae*, var. à *Phalaris arundinacea*), avec un sol du type gley réduit à anmoor tourbeux. La nappe élevée, très fluctuante et les inondations directes par le lac en période de crues sont à l'origine de la croissance des Laïches en gros touradons ;

3) prairie à petites Laïches (*Caricetum elatae*, var. à *Carex panicea*), avec un sol du type gley oxydé humifère à anmoor-hydromull. Dans ce cas la nappe est plus basse, mais aussi fluctuante, et les inondations directes par le lac sont encore possibles en période de crues,

- soit de la série évolutive supra-aquatique :

4) prairie à Choïn (*Orcho-Schaenetus nigricantis*, var. à *Galium palustre*), avec un sol du type gley oxydé humifère à hydromull. La nappe est ici nettement plus profonde et il n'y a jamais d'inondations directes par le lac.

MÉTHODE

Le prélèvement de l'eau des nappes a été effectué au moyen de piézomètres conçus pour prélever à différentes profondeurs, dans les horizons pédologiques.

Constitué d'un tube en PVC d'un diamètre de 3 cm et fermé en pointe à son extrémité inférieure, le piézomètre est enfoncé dans le sol sans creusement préalable. Ceci permet d'obtenir un maximum d'étanchéité sur les parois et empêche ainsi la circulation verticale de l'eau. Des orifices latéraux sont aménagés à 10-15 cm de l'extrémité inférieure pour l'entrée sélective de l'eau. Les prélèvements ont été faits au moyen d'une seringue et d'une crépine, après la purge préalable du système. La fréquence mensuelle de prélèvement s'est échelonnée sur toute la saison de végétation (période d'avril à octobre des années 1984 et 1985).

Pour comparaison, nous avons également récolté l'eau de pluie, l'eau du lac et du canal de la Broye, ainsi que celle d'un ruisseau s'écoulant de la falaise dans le marais.

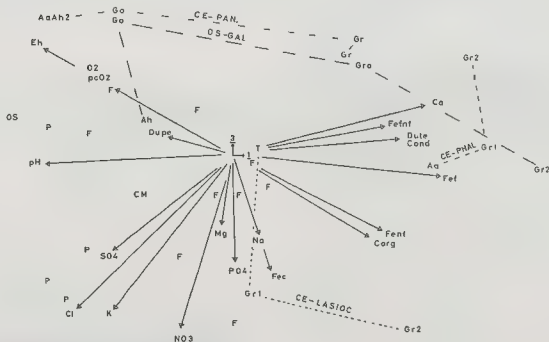
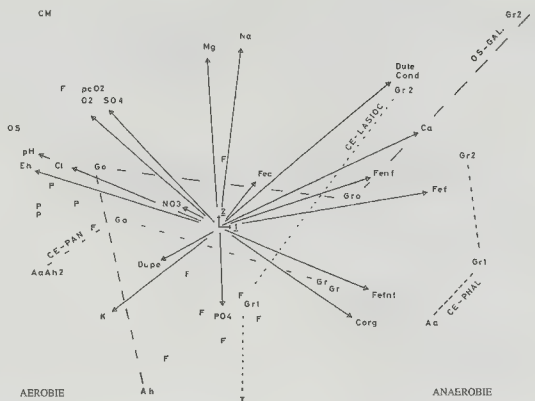
La mise au point de la méthode analytique (FIG. 1) a été suggérée par les travaux de MISEREZ (1973). Environ 50 à 100 ml d'eau ont été prélevés sur le terrain, avec une mesure immédiate pour la température ainsi que pour l'acidité, le potentiel d'oxydo-réduction (Eh) et l'oxygène dissous (mesures avec appareils à électrode). La filtration est nécessaire pour les parties aliquotes destinées à l'analyse des cations et des anions. Elle permet d'éliminer les particules en suspension qui pourraient interférer lors de l'analyse ultérieure (la taille de 0,45 microns est arbitraire, mais on considère qu'elle coïncide avec un changement de la nature chimique de l'échantillon).

FIG. 2.— Analyse en composantes principales des données chimiques de l'eau des nappes : période printanière (14 mai 1985) (plan 1/2 = 49 %, plan 1/3 = 45 %).

Remarque : les données concernant les pinèdes et les frênaies ne sont pas discutées dans ce travail.

Végétation :

CE-LASIOC : Prairie mésotrophe à Laïche élevée ; CE-PHAL : Prairie eutrophe à Laïche élevée ; CE-PAN : Prairie à petites Laïches ; OS-GAL : Prairie à Choïn ; CM : Prairie à Marisque sur moiasse ; OS : Prairie à Choïn sur moiasse ; P : Pinèdes sur moiasse ; F : Frênaies.



Horizons pédologiques : T : tourbe ; Aa : anmoor ; Ah : hydromull ; Go : gley oxydé ; Gr : gley réduit

Paramètres physico-chimiques abrégés :

Cond = conductivité ; Dute = dureté temporaire ; Dupe = dureté permanente ; Corg = carbone organique ; Fenf = fer non filtré ; Fef = fer filtré ; Fefinf = rapport fer filtré/fer non filtré ; Fec = fer non filtré - fer filtré ; pcO_2 = % de saturation en oxygène.

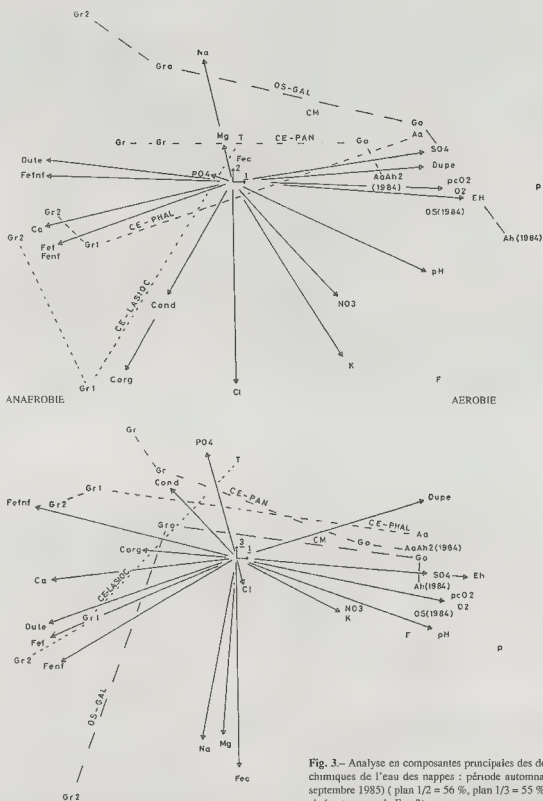


Fig. 3.— Analyse en composantes principales des données chimiques de l'eau des nappes : période automnale (10 septembre 1985) (plan 1/2 = 56 %, plan 1/3 = 55 % - voir abréviations sur la FIG. 2)

Les analyses de laboratoire furent effectuées dès le lendemain du prélèvement, après décantation et, pour les duretés, filtration sur papier S+S (no. 595). Le carbone organique a été mesuré par la méthode d'absorption spectrophotométrique à 270 nm (MISEREZ 1973), les anions par dosage colorimétrique (Technicon), et les cations par dosage au spectrophotomètre d'émission plasma DCP (OES).

Le Fe non filtré a été dosé au spectrophotomètre d'absorption atomique (SAA).

L'intérêt des formes du fer est présenté par MISEREZ (1973), ainsi que BOUYER *et al.* (1980, 1981). Le fer non filtré équivaut au fer total et le fer filtré reflète la quantité de fer « hydrosoluble » assimilé au Fe échangeable (en milieu réducteur, essentiellement le fer ferreux). La différence entre le fer non filtré et le fer filtré donne par conséquent la quantité de fer complexe insoluble (essentielle ferrique).

La conductibilité électrique a été mesurée à l'aide d'une électrode de platine.

Les duretés temporaire (acidimétrie) et totale (complexométrie) ont été mesurées avec les méthodes du Centre d'Hydrogéologie de l'Université de Neuchâtel. La dureté permanente est obtenue par la différence de la dureté totale et de la dureté temporaire.

En raison de leurs teneurs insignifiantes, la silice, le manganèse et l'aluminium ne sont pas présentés dans les résultats. L'acidité est donnée par le pH, l'imprécision liée à l'usage du logarithme pour les calculs ne portant pas à conséquence, compte tenu de la gamme très restreinte des valeurs de pH.

RÉSULTATS

CARACTÉRISATION HYDROCHIMIQUE DES STATIONS

Analyse en composantes principales

Cette analyse est illustrée pour deux périodes caractéristiques :

1) Période printanière avec hautes eaux lacustres, nappe phréatique élevée dans les marais et même inondations occasionnelles de certains d'entre eux par les crues du lac (Fig. 2).

2) Période automnale avec un niveau de lac bas et des nappes encore profondes suite à la période de forte évapotranspiration estivale (Fig. 3).

Les images factorielles étant semblables pour les années 1984 et 1985, nous ne présentons ici que celles de 1985.

A) Groupes de paramètres physico-chimiques et associations.— Sur les plans factoriels de chacune des deux périodes (Fig. 2 et 3), on peut construire des groupes de paramètres plus ou moins corrélés (corrélations angulaires).

On constate, dans les deux cas, que les groupes sont très semblables. D'une façon générale, leur position suggère les associations cohérentes suivantes :

- opposition entre pH et Ca, dureté temporaire, conductivité,
- opposition entre Fe filtré, Fe non filtré, rapport Fe filtré/Fe non filtré, C organique et Eh, O₂, saturation en O₂,
- comportement identique entre Mg et Na,
- comportement voisin (surtout en automne) entre pH, O₂, saturation en O₂, SO₄, dureté permanente, NO₃ et K.

La distinction entre les deux saisons est marquée par la position des phosphates : au printemps, sous l'effet des inondations directes par le lac, ils se comportent comme les nitrates et le potassium (pôle eutrophe), tandis qu'en automne ils leur sont opposés. Ceci confirme le caractère limitant de cet élément dans les prairies humides naturelles (EGLOFF, 1983). Lorsque les teneurs en nitrates et potassium augmentent sous l'effet de l'activité biologique durant la saison estivale, les teneurs en phosphates deviennent limitantes. Au printemps, le synergisme de ces trois paramètres est induit principalement par le lac.

Ceci montre l'importance des inondations pour la végétation qui est inondée temporairement par le lac. La productivité annuelle dépasse 500 g/m² dans la prairie eutrophe à Laiche élevée inondée par le lac, alors qu'elle est de moins de 200 g/m² dans la prairie à petites Laïches, peu inondée, ou de 100 g/m² dans la prairie à Choin, jamais atteinte par les eaux du lac (BUTTLER, 1987).

Ces observations doivent être complétées par les remarques suivantes :

- Le comportement semblable du C organique et du fer (filtré et non filtré) est dû essentiellement à l'opposition de ces deux paramètres à O₂ et au Eh. La complexation du fer ferreux par la matière organique n'intervient que dans une moindre mesure (par adsorption). Même les complexes ferriques (solubles) formés en surface sont dégradés sous l'effet du calcium, lorsqu'ils atteignent les horizons profonds. Le fer ferrique est alors réduit en fer ferreux. Il faut donc attribuer à la matière organique un rôle essentiellement réducteur.

- La proximité angulaire entre dureté temporaire et Fe filtré (et non filtré) montre bien l'effet de la décarbonatation (liée au gaz carbonique), qui libère le fer contenu dans la matrice carbonatée. Les matrices de corrélations des différentes stations (TAB. I) ont montré que cette corrélation est plus forte dans le cas des sols sur sédiments lacustres.

- Le pH est opposé à Ca et à la dureté temporaire (cas d'un système ouvert), puisque l'agressivité à l'égard du calcaire est accrue avec une nappe plus acide.

- La conductivité est corrélée avec les ions en solution, comme par exemple le fer ferreux (fer filtré) ou le calcium. Cette corrélation s'affaiblit en automne s'il y a complexation par la matière organique (*cf.* page 41).

TABLEAU I.- Principales corrélations entre paramètres physico-chimiques dans l'eau des nappes ($r > 0.5$ avec $P > 0.95$).

Paramètres physico-chimiques abrégés :

Cond = conductivité ; Dute = dureté temporaire ; Dupe = dureté permanente ; Corg = carbone organique ; Fenf = fer non filtré ; Fef = fer filtré ; Fenf = rapport fer filtré/fer non filtré ; Fec = fer non filtré - fer filtré ; pcO_2 = % de saturation en oxygène

	Sédiments lacustres (origine molassique)	Alluvions de l'Aar
	Prairie mésotrophe à Laiche élevée (CE-LASIOC); N=15	Prairie eutrophe à Laiche élevée
Nappe élevée	Eh - (-Fef - Fenf - Ca - Mg - Na - Dute)	Fec - Fenf
	Mg - Na	Cond - (- Si) (CE-PHAL);
	Fefnf - (- Mn)	Ca - (- SO ₄)
	Eh - (- pcO ₂)	Cond - Ca
	Al - (- pcO ₂)	Corg - Mn
	Cond - Fef	Dupe - (- Ca)
	Cond - Al	Si - K
	Corg - K	Si - Mn
	Corg - Cl	K - (- Mg)
	Corg - PO ₄	NO ₃ - (- Fefnf)
	Dupe - Mn	
	Dupe - (- Fef)	
	Si - SO ₄	
	K - PO ₄	
	PO ₄ - Cl	
	Prairie à Choin (OS-GAL); N=42	Prairie à petites Laiches (CE-PAN); N=45
Nappe basse	Eh - (- Fef - Fenf - Ca - Mg - Na - Dute)	Fec - Fenf
	Mg - Na	Cond - (- Si - pH)
	pH - (- Fef - Fenf - Fefnf)	pcO ₂ - pH - (- Fef - Fenf - Fefnf - Ca - Mg - Dute)
	SO ₄ - (- Fef - Fenf - Ca)	Eh - (- Fef)
	pcO ₂ - Dupe	Fec - Mn
	Dute - Si	Corg - Fef - Fenf
	K - NO ₃ - Al	Corg - Na
	Corrélations générales :	
	Fef - Fenf - Ca - Mg - Dute	
	Fec - (- Fefnf)	
	K - Cl	

Remarque : paramètre 1 - (paramètre 2) = corrélation inverse

• La conductivité est davantage liée au C organique en automne, car les grosses molécules de matière organique qui se sont accumulées en hiver sont fragmentées durant l'été (activité biologique), ce qui libère des ions dans la solution de sol.

• O₂ est corrélié avec SO₄ et par conséquent avec la dureté permanente, spécialement en automne, car le soufre est oxydé durant la saison estivale, principalement dans les horizons de surface, mieux aérés (cf. page 41). L'acidification liée à la réaction chimique n'intervient pas, le milieu étant suffisamment tamponné.

• K et NO₃ sont indirectement très liés, surtout en automne, après la période d'aération estivale du sol et d'intense activité biologique. Le potassium provient des argiles (recharge par l'intermédiaire des plantes), tandis que les nitrates sont libérés par la flore microbienne.

• PO₄ est très complexant à l'égard du fer ferrique (vivanite), ce qui explique l'opposition avec Fe non filtré moins Fe filtré (Fec).

Le comportement identique de Mg et de Na indique l'origine molassique de certains sédiments (BUTLER & GOBAT, 1991).

B) Position des stations et des horizons pédologiques.— Les horizons pédologiques de la prairie mésotrophe à Laiche élevée sont toujours liés au pôle anaérobie, au printemps comme en automne. Les horizons de surface, en particulier l'horizon T, occupent une position un peu différente en raison des faibles valeurs pour le fer, le calcium, la conductivité et la dureté temporaire (voir également le tableau II).

Les horizons pédologiques de la prairie eutrophe à Laiche élevée se comportent de façon analogue à ceux de la même prairie mésotrophe, mais en automne l'horizon Aa rejoint le pôle aérobie (plus de O₂ et SO₄, voir également le tableau II).

Les horizons pédologiques de la prairie à petites Laiches se comportent de deux façons différentes, puisque les horizons AaAh et Go se démarquent, au printemps comme en automne, en occupant le pôle aérobie. Les deux horizons Gr (prélèvement à respectivement 50 et 85 cm de profondeur) occupent le pôle anaérobie.

Les horizons pédologiques de la prairie à Choin se comportent de façon très hétérogène et extrême. Les horizons Ah et Go occupent toujours le pôle aérobie, mais de

façon un peu différente: le premier ne présente que de faibles valeurs pour Ca, pour la dureté temporaire et pour la conductivité, tandis que le second est marqué par d'importantes valeurs pour O_2 , SO_4 et pour la dureté permanente (voir également TAB. II). Les horizons Gro et Gr2 occupent le pôle anaérobie au printemps, mais en automne ils prennent une position intermédiaire. L'horizon Gr2 se comporte de façon extrême en raison de ses valeurs moyennes très élevées pour la dureté temporaire, pour Fe filtré, Fe non filtré, Ca, Mg et Na (voir également TAB. II).

Sur ces plans factoriels (FIG. 2 et 3) sont encore situés d'autres groupements végétaux, et notamment une prairie à Marisque (*Cladium marisci*: CM) et une prairie à Choin (OS) développées sur molasse avec un sol superficiel du type pseudogley (BUTTLER & GOBAT, 1991). On constate que ces deux sols occupent constamment le pôle aérobie.

Quant au lac, au canal de la Broye et au ruisseau, leur position (non représentée) est systématiquement du côté aérobie. Le ruisseau est toujours décalé du côté des nitrates.

CORRÉLATIONS ENTRE PARAMÈTRES PHYSICO-CHIMIQUES

Pour compléter l'image donnée par l'analyse en composantes principales, nous avons calculé pour l'ensemble des quatre stations considérées, puis pour chacune d'entre elles, la matrice de corrélations (linéaires) des paramètres physico-chimiques sur la base de l'ensemble des données piézométriques récoltées durant deux ans. Le tableau I en donne les principales tendances.

Les associations générales de paramètres physico-chimiques (valables pour toutes les stations) ont été discutées précédemment sur la base des résultats de l'analyse en composantes principales. Étant donné les contraintes statistiques choisies pour l'interprétation des corrélations, les associations discutées précédemment ne se retrouvent pas intégralement ici.

En ce qui concerne les corrélations spécifiques, nous ne retiendrons que les points suivants :

TAB. I. Caractéristiques physico-chimiques moyennes de l'eau des nappes et du lac dans les différentes stations et horizons pédologiques

Végétation :

CE-LASIOC : Prairie mésotrophe à Laïche élevée ; CE-PHAL : Prairie eutrophe à Laïche élevée ; CE-PAN : Prairie à petites Laïches ; OS-GAL : Prairie à Choin ; CM : Prairie à Marisque sur molasse ; OS : Prairie à Choin sur molasse ; P : Pnêdes sur molasse ; F : Frénaies.

Horizons pédologiques : T : tourbe ; Aa : anmoor ; Ah : hydromull ; Go : gley oxydé ; Gr : gley réduit.

Paramètres physico-chimiques abrégés :

Cond = conductivité ; Dute = dureté temporaire ; Dupe = dureté permanente ; Corg = carbone organique ; Fenf = fer non filtré ; Fef = fer filtré ; Fefnf = rapport fer filtré/fer non filtré ; Fee = fer non filtré - fer filtré ; pcO_2 = % de saturation en oxygène.

STATION	N	pcO_2	c.v.	O_2	c.v.	Es	c.v.	pH	c.v.	Cond	c.v.	Dute	c.v.	Dupe	c.v.
OS	10	48.4	51.8	4.9	52.9	175.7	97.7	7.5	2.1	640.7	79.5	282.0	21.5	13.1	55.5
CM	13	36.5	59.4	3.5	52.7	117.5	50.4	7.1	5.2	900.6	62.0	459.5	13.5	12.2	102.4
CE-LASIOC :															
T	5	15.5	82.1	1.5	83.0	77.4	92.2	6.5	6.2	1115.0	129.3	167.6	5.2	5.4	111.6
Gr1	5	21.4	21.3	2.1	23.1	-82.2	159.1	6.7	3.2	1001.7	79.5	385.2	12.9	5.4	100.2
Gr2	5	24.8	31.2	2.5	31.9	-95.6	127.0	6.8	2.5	1208.3	71.1	497.0	2.0	0.	-
CE-PHAL :															
Aa	12	33.9	70.5	3.2	66.1	-6.5	820.3	6.9	4.0	845.6	72.1	412.6	21.2	16.9	60.3
Gr1	13	28.7	54.1	2.7	49.9	-43.6	140.6	6.9	7.3	1006.1	52.3	540.3	7.3	13.8	69.3
Gr2	13	33.6	55.2	3.2	52.3	-39.5	200.6	6.8	2.9	1054.5	51.6	567.9	4.0	8.4	88.8
CE-PAN :															
Aaah2	9	43.6	32.4	4.1	33.8	84.3	61.1	7.2	6.0	590.8	57.2	346.3	44.8	6.7	85.8
Go	10	44.4	44.3	4.2	44.0	104.4	45.3	7.3	4.4	671.2	61.2	345.5	11.1	6.0	84.3
Gr	13	30.7	32.3	2.9	30.2	5.2	1721.8	6.8	3.6	795.6	56.6	433.2	4.3	6.2	82.6
Gr	13	24.3	40.2	2.3	40.3	5.0	897.3	6.8	3.7	816.3	53.1	447.4	3.2	5.3	85.4
OS-GAL :															
Ah	7	18.8	83.5	1.9	82.7	102.9	40.1	7.0	4.4	412.3	102.0	192.0	28.0	5.1	99.4
Go	11	47.7	49.1	4.7	49.3	138.4	46.7	7.2	3.7	684.8	76.6	331.5	38.7	13.1	89.2
Gro	11	27.1	49.8	2.7	49.4	2.5	3945.2	6.9	4.9	818.7	65.0	423.8	10.7	5.5	150.3
Gr2	13	20.6	46.5	2.0	45.1	-33.5	282.0	6.8	4.5	1116.5	53.2	635.6	4.0	3.1	243.7
LAC	13	106.5	7.1	10.1	13.2	71.5	332.7	8.1	6.3	305.9	57.6	126.8	9.2	11.6	60.4
BROYE	13	111.5	7.3	10.0	21.1	125.6	71.6	7.9	5.1	439.3	51.2	179.7	17.4	35.2	130.2
RUISSEAU	13	98.6	12.1	9.9	14.7	109.8	229.9	8.3	1.9	750.4	56.8	311.2	7.0	41.6	34.6
PIEZOMETRIE1	10	-	-	-	-	-	-	4.7	22.8	-	-	-	-	-	-
PIEZOMETRIE2	9	-	-	-	-	-	-	4.5	14.8	-	-	-	-	-	-

• Les deux stations avec nappe basse présentent une corrélation inverse entre le pH et Fe filtré, Fe non filtré, le rapport Fe filtré/Fe non filtré. Ceci s'explique par la précipitation plus rapide du fer dans la gamme de pH des deux stations en question (voir diagramme de stabilité du fer en fonction du Eh et du pH chez MISEREZ, 1973).

• Les deux stations sur sédiments lacustres présentent une corrélation positive entre Mg et Na, ce qui indique l'origine molassique des sables (la même indication est donnée par la corrélation Si-SO₄). Ces deux mêmes stations présentent encore une opposition entre Eh et Fe filtré, Fe non filtré, Ca, Mg, Na, dureté temporaire. Cette dernière est probablement liée à la nature du substrat (plus de fer et de calcaire libérés par la matrice des sédiments).

• Les deux stations sur alluvions de l'Aar présentent une corrélation inverse entre la conductivité et Si, ainsi qu'une corrélation positive entre Fe non filtré moins Fe filtré et Fe non filtré.

• La corrélation positive entre C organique et K dans la prairie mésotrophe à Laiche élevée pourrait être due à la présence de tourbe.

• La corrélation positive entre Si et K dans la prairie eutrophe à Laiche élevée indique la présence d'argiles fines dans la matrice carbonatée, et probablement aussi dans la solution filtrée.

• La prairie à Choin possède des caractères de milieu aéré : corrélation entre K et NO₃ ainsi qu'opposition entre SO₄ et Fe filtré, Fe non filtré, Ca.

Nous avons également calculé les matrices de corrélations aux deux périodes considérées pour l'analyse en

TABLEAU IIIb—Caractéristiques physico-chimiques moyennes de l'eau des nappes et du lac dans les différentes stations et horizons pédologiques. (N = nombre de mesures, c.v. = coefficient de variation (s/X * 100) résultats en mg/l, sauf pcO₂ (%), Eh (mV), Cond (μS) et Corg (sans unité)

Végétation :

CE-LASIOC : Prairie mésotrophe à Laiche élevée, CE-PHAL : Prairie eutrophe à Laiche élevée ; CE-PAN : Prairie à pentes Laiches ; OS-GAL : Prairie à Choin ; CM : Prairie à Marnage sur molasse ; OS : Prairie à Choin sur molasse ; P : Pâtures sur molasse ; F : Frénaises.

Horizons pédologiques : T : tourbe ; Aa : annmoor ; Ah : hydromull ; Go : gley oxydé ; Gr : gley réduit

Paramètres physico-chimiques abrégés :

Cond = conductivité ; Dute = dureté temporaire ; Dupe = dureté permanente ; Corg = carbone organique ; Fenf = fer non filtré, Fef = fer filtré ; Fenfnt = rapport fer filtré/fer non filtré ; Fecf = fer non filtré - fer filtré ; pcO₂ = % de saturation en oxygène.

STATION	Corg	c.v.	Fef	c.v.	Fenf	c.v.	Ca	c.v.	Mg	c.v.	E	c.v.	Na	c.v.	NO ₃	c.v.	PO ₄	c.v.	SO ₄	c.v.
OS	454.7	26.0	0.3	120.4	1.2	64.5	95.3	24.9	13.5	23.5	2.0	26.8	6.6	65.8	0.3	139.6	0.1	253.9	21.8	49.0
CH	306.3	24.9	0.1	89.1	1.4	184.5	141.6	23.4	21.4	29.6	3.3	304.7	16.5	65.4	0.1	170.8	0.1	144.2	34.5	50.0
CE-LASIOC.1																				
T	761.8	7.0	3.3	36.0	4.1	57.5	63.8	6.2	4.5	10.8	0.3	56.3	5.2	27.5	0.1	223.6	0.	—	4.7	35.6
Gr1	1146.8	31.5	18.6	41.6	22.8	21.9	163.7	15.6	6.1	10.7	1.8	68.6	6.7	7.6	0.	—	0.0	223.6	4.0	43.4
Gr2	614.2	28.4	26.7	26.8	33.5	15.2	201.2	8.2	10.2	7.7	0.3	102.2	9.3	11.2	0.0	223.6	0.	—	4.6	93.0
CE-PHAL.1																				
Aa	1091.7	42.7	7.3	53.1	8.8	50.5	165.4	24.8	4.7	18.6	1.0	43.2	1.8	71.3	0.1	277.6	0.1	134.6	20.5	80.3
Gr1	949.2	25.9	10.7	31.5	13.4	33.3	207.1	11.1	6.3	8.2	0.8	61.1	2.8	54.9	0.0	360.6	0.0	204.9	13.0	137.8
Gr2	782.8	31.8	11.3	16.1	13.0	21.4	228.1	11.4	8.2	7.8	0.3	86.1	2.2	57.1	0.0	244.1	0.0	360.6	8.5	106.9
CE-PAN.1																				
AaAh2	334.4	39.4	0.3	137.0	2.4	105.3	145.5	69.5	3.5	18.1	2.1	54.9	0.6	66.2	0.1	131.3	0.1	181.8	11.2	70.9
Go	239.9	30.6	0.2	111.1	2.1	140.0	123.1	19.6	3.8	16.4	1.4	121.8	1.1	78.0	0.1	106.0	0.1	158.6	9.7	65.7
Gr	397.2	31.1	5.0	66.2	7.1	64.2	170.9	8.6	5.0	9.5	0.5	48.3	1.7	58.9	0.1	169.2	0.1	235.6	6.5	79.0
Gr	371.4	30.2	5.0	37.1	5.9	32.6	173.1	9.3	5.2	7.1	0.3	72.3	1.3	53.3	0.0	244.1	0.1	314.9	3.2	85.0
OS-GAL.1																				
Ah	422.1	39.4	0.8	128.9	1.8	134.3	70.7	36.2	3.8	33.2	3.0	51.5	1.5	70.1	0.1	170.8	0.1	170.8	10.8	62.1
Go	208.0	32.1	0.3	176.6	0.8	87.3	124.9	23.7	7.1	23.2	0.7	63.3	3.8	184.7	0.1	143.0	0.0	171.3	14.5	63.5
Gr	181.8	39.8	5.0	66.7	6.6	51.4	131.1	15.4	10.7	13.3	0.5	45.6	6.6	60.1	0.1	150.4	0.0	331.7	15.8	104.3
Gr2	320.5	37.6	11.5	23.4	13.6	13.1	184.5	8.9	27.4	11.2	1.7	266.6	22.4	54.8	0.1	207.5	0.0	259.6	5.6	77.3
LAC	42.9	23.5	0.0	199.0	0.1	310.2	45.1	12.1	6.0	8.9	1.9	10.6	6.1	195.2	1.7	53.7	0.1	180.6	19.3	21.6
BERGE	78.2	32.9	0.0	244.1	0.1	215.7	63.2	18.9	10.2	15.1	3.4	23.2	5.6	52.0	8.6	61.2	0.1	93.4	22.8	19.3
RUSSEAU	66.6	62.5	0.0	204.9	0.2	142.8	122.1	33.4	24.6	41.5	3.6	30.6	13.5	62.3	14.9	68.4	0.8	48.5	25.8	17.4
PLANTONCHESSEL	207.6	126.3	0.1	82.0	—	—	6.1	64.2	0.2	68.6	0.4	65.3	0.3	61.1	2.2	82.6	0.2	73.4	5.8	45.2
PLANTONCHESSEL2	143.6	150.9	0.1	132.3	—	—	3.7	71.7	0.2	79.4	0.3	49.6	0.4	100.0	1.4	103.5	0.1	145.4	5.3	41.3

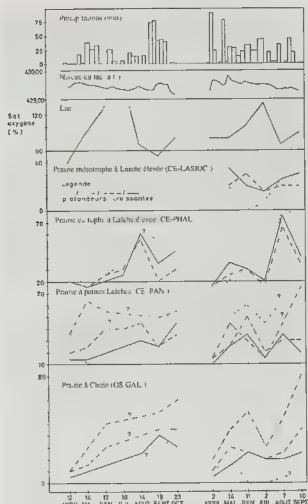


FIG. 4. Courbes de variation de la saturation en oxygène dans l'eau des nappes (années 1984-85).

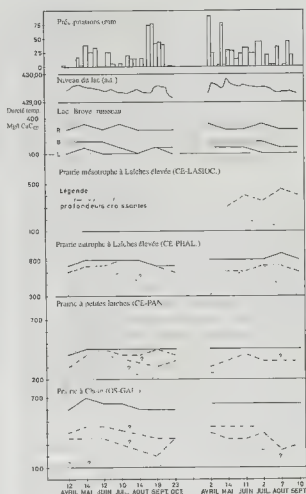


FIG. 5. Courbes de variation de la dureté temporaire dans l'eau des nappes (années 1984-85).

composantes principales (printemps et automne), en prenant l'ensemble des stations. Le passage d'une saison à l'autre est marqué principalement par :

- un affaiblissement des corrélations positives conductivité-Ca, conductivité-dureté temporaire et Fe filtré-Ca,
- un renforcement des corrélations positives Eh-dureté permanente, SO_4 -dureté permanente et Eh- O_2 -pH- SO_4 ,
- un renforcement de l'opposition entre Eh et dureté temporaire, entre Eh et Ca, entre dureté permanente et Fe filtré, Fe non filtré, ainsi qu'entre le rapport Fe filtré/Fe non filtré et O_2 , Eh, pH, SO_4 .

Ces résultats montrent bien les conséquences de l'augmentation de l'activité biologique et de l'aération au cours de la saison estivale : le Ca est mobilisé partiellement par la matière organique (humates de calcium), tandis que les teneurs en NO_3 et surtout en SO_4 augmentent.

TENEURS MOYENNES ET COURBES DE VARIATION DES PARAMÈTRES PHYSICO-CHIMIQUES

Saturation en oxygène (TAB. II et FIG. 4) :

Dans les nappes, les teneurs moyennes sont inférieures à 50 %, tandis que dans le lac, le canal de la Broye et le ruisseau, elles sont près de la saturation (l'eau du lac est souvent sursaturée, comme le remarque aussi SOLLBERGER, 1974). On constate que les courbes de variation sont différentes selon les stations. Dans la prairie mésotrophe à Laiche élevée les valeurs sont constamment très basses (données pour une année seulement), tandis que dans la prairie eutrophe à Laiche élevée les teneurs augmentent considérablement en même temps que la nappe chute durant l'été. Les pluies de fin août-septembre, qui provoquent la remontée généralisée des nappes, occasionnent une baisse immédiate de la teneur en oxygène.

En 1985 l'aération est plus marquée, en raison de la relative sécheresse estivale. Dans les deux autres stations, au sol plus aéré, la remontée des nappes a moins d'effet sur les teneurs en oxygène, lesquelles restent stables ou continuent d'augmenter jusqu'en octobre (présence d'hydromull). Dans le lac, les teneurs augmentent jusqu'en juillet et baissent dès août. On remarque encore que, de façon générale, les horizons profonds (gleys réduits) présentent des teneurs en oxygène plus faibles (les valeurs basses de certains horizons de surface doivent être attribuées à la mauvaise conservation de l'eau dans les piézomètres).

En (TAB. II) : Les potentiels moyens sont généralement négatifs pour les prairies mésotrophe et eutrophe à Laïche élevée, et positifs pour la prairie à petites Laïches et la prairie à Choin (ainsi que pour le lac). Dans les nappes, un gradient décroissant des potentiels se dessine généralement vers la profondeur. Les variations dans le temps sont, dans l'ensemble, relativement faibles, excepté pour les horizons profonds des gleys oxydés.

pH (TAB. II) : Les valeurs moyennes varient entre 6,5 et 6,9 pour les prairies mésotrophe et eutrophe à Laïche élevée, entre 7 et 7,3 dans les horizons de surface de la prairie à petites Laïches et la prairie à Choin. Le lac est plus basique avec un pH moyen plus grand que 8. Les courbes de variation (non présentées) montrent que le pH des nappes peut varier, dans une certaine mesure, conformément au pH des précipitations (lesquelles vont de 3,3 à 6,7). YERLY (1970) attribue ces fluctuations à un complexe de facteurs d'origine inorganique (pouvoir tampon, température du sol, teneur en eau, précipitations) et organique (produits acides libérés par les micro-organismes, surtout anaérobies).

Conductivité (TAB. II) : Les valeurs moyennes sont généralement plus élevées dans les prairies mésotrophe et eutrophe à Laïche élevée, ainsi que dans l'horizon Gr2 de la prairie à Choin. Dans tous les cas, on observe un gradient d'augmentation vers la profondeur. La variation dans le temps est très faible. Le lac présente une conductivité moyenne plus faible que les nappes, mais également très stable dans le temps.

Durée temporaire (TAB. II et FIG. 5) : Les valeurs moyennes augmentent systématiquement avec la profondeur (forte séparation des horizons pédologiques de la prairie mésotrophe à Laïche élevée et surtout de l'horizon Gr2 de la prairie à Choin), alors que les variations dans le temps sont faibles, excepté pour les horizons de surface (particulièrement celui de la prairie eutrophe à Laïches élevée) qui, après une progression plus ou moins marquée au cours du printemps et de l'été, accusent une baisse, probablement sous l'effet de la remontée des nappes. Les valeurs du ruisseau sont nettement supérieures à celles du lac ou du canal de la Broye, lesquelles restent faibles par rapport aux valeurs atteintes dans les nappes.

Carbone organique (TAB. II) : Les teneurs moyennes sont plus grandes pour les prairies mésotrophe et eutrophe à Laïche élevée (humus du type tourbe ou anmoor tourbeux), avec un gradient d'augmentation vers la surface. L'été est marqué par une augmentation sensible et généralisée des teneurs (activité biologique). Les valeurs du lac sont toujours faibles.

Fer filtré et fer non filtré (TAB. II) : Ces deux paramètres se comportent de façon semblable. Les valeurs moyennes sont nettement plus importantes dans les horizons minéraux des prairies mésotrophe et eutrophe à Laïche élevée, ainsi que dans l'horizon Gr2 de la prairie à Choin. Les fluctuations sont plus importantes dans les horizons de surface des stations à nappe élevée. Les rapports Fe filtré/Fe non filtré sont proches de 1 et stables pour les prairies mésotrophe et eutrophe à Laïche élevée, mais très variables en fonction des horizons et du temps pour les deux autres stations. Les teneurs dans le lac, la Broye et le ruisseau sont insignifiantes.

Potassium (TAB. II) : Les teneurs moyennes sont faibles partout, mais généralement un peu plus élevées dans les horizons de surface, spécialement dans les stations moins hydromorphes, où l'enracinement est profond (remontée biologique et lessivage de la litière - TUKEY, 1970). Les valeurs moyennes du ruisseau et de la Broye sont à peine plus élevées.

Nitrates (TAB. II) : Teneurs moyennes très faibles dans les nappes, mais nettement plus importantes dans le lac, la Broye et surtout dans le ruisseau (avec de fortes variations temporelles et, en particulier, une chute des teneurs dans le lac, en plein été, phénomène également observé par SOLLBERGER, 1974). Les teneurs étant tellement faibles dans les nappes, il est difficile de dégager des tendances dans la variabilité. On peut toutefois remarquer que les périodes d'inondation par le lac, qui affectent la prairie eutrophe à Laïche élevée et la prairie à petites Laïches, sont marquées par une légère augmentation du taux de nitrates dans les nappes, tandis que dans la prairie à Choin, plus sèche, l'augmentation des teneurs est plutôt liée à l'activité biologique de la saison estivale. Les teneurs plus importantes observées dans l'eau de pluie (jusqu'à 7 mg/l) n'ont pas de conséquences mesurables sur les nappes.

Phosphates (TAB. II) : Teneurs moyennes très faibles à nulle part, excepté dans le ruisseau, lequel présente des valeurs un peu plus importantes.

Sulfates (TAB. II) : Les teneurs moyennes sont importantes dans les horizons de surface, excepté dans la prairie mésotrophe à Laïche élevée (tourbe). Les variations dans le temps sont considérables et traduisent, surtout pour les stations les plus sèches, une augmentation des teneurs liée à la saison estivale. Lac, Broye et ruisseau présentent également des teneurs moyennes importantes (même ordre de grandeur que dans les horizons de surface), mais les fluctuations sont minimes.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

RELATIONS ENTRE LE CHIMISME DES NAPPES ET LES SOLS

Le chimisme des nappes confirme parfaitement, pour les stations étudiées, l'intensité des caractères d'hydromorphie mis en évidence par l'étude des sols et des types d'humus en particulier (BUTTLER, 1987 ; BUTTLER & GOBAT, 1991). Ainsi, la prairie mésotrophe à Laïche élevée avec tourbe eutrophe sur anmoor et la prairie eutrophe à Laïche élevée avec gley réduit à anmoor tourbeux sont nettement marquées par des caractères physico-chimiques anaérobies (Eh négatifs, teneurs importantes en carbone organique et fer filtré). Mais dans le cas du gley réduit à anmoor tourbeux, l'assèchement estival a pour effet une modification des caractères de l'horizon de surface, qui acquiert ainsi des propriétés aérobies (en particulier plus d'oxygène et de sulfates). Dans le cas de la prairie à petites Laïches avec gley oxydé humifère à anmoor-hydromull et la prairie à Choin avec gley oxydé humifère à hydromull, les caractères physico-chimiques aérobies sont marqués non seulement dans les horizons organo-minéraux, mais également dans les horizons Go sous-jacents.

Quant aux deux stations sur molasse avec des sols du type pseudogleys (stations CM et OS sur les FIG. 2 et 3), on constate qu'elles sont marquées par des caractères physico-chimiques aérobies, ce qui confirme l'origine pluviale et le caractère temporaire de la nappe perchée.

L'importance relative du magnésium, du potassium et du sodium pour les pseudogleys sur molasse, constatée lors de l'étude pédologique (BUTTLER & GOBAT, 1991) est confirmée ici. Le tableau des valeurs (TAB. II) montre en effet que les teneurs de ces éléments sont plus importantes dans le cas des deux stations sur molasse (OS et CM). Mais on voit, en outre, que les sols sur sédiments lacustres (stations CE-lasioc. et OS-Gal.) présentent aussi des teneurs élevées, ce qui met bien en évidence l'origine molassique des sédiments de la baine. Cette situation explique la corrélation entre le magnésium et le sodium, mise en évidence sur les FIG. 2 et 3, ainsi que dans le tableau I.

RELATIONS ENTRE LE CHIMISME DES NAPPES ET LA VÉGÉTATION

Si l'étude géochimique des nappes permet de bien distinguer les milieux étudiés, c'est spécialement par l'action des équilibres thermodynamiques (faisant intervenir le CO₂, le fer, l'oxygène et le Eh notamment) et moins par celle des équilibres biologiques (faisant intervenir les nitrates et les phosphates p. ex.). En effet, le niveau de fertilité des sols, si l'on considère les facteurs biocénétiques comme les nitrates, les phosphates et le potassium, ne discrimine que médiocrement nos différentes prairies, puisque les teneurs sont généralement très faibles partout (TAB. II), bien que certaines

d'entre elles soient inondées par l'eau du lac plus riche en nitrates. On sait, en effet, que l'azote mis à disposition dans les sols par la minéralisation nette est immédiatement absorbé par les végétaux, ce qui fait que les teneurs mesurables dans les sols et les nappes sont la plupart du temps insignifiantes et surtout sans rapport avec la productivité (ELLENBERG, 1977). La même remarque est faite par SOLLBERGER (1974) pour le phosphore de l'eau des lacs. BAYLEY *et al.* (1985) constatent également, en milieu marécageux, qu'avec un apport de phosphore et d'azote, on augmente surtout les teneurs de ces éléments dans la minéralomasse de la végétation, alors qu'aucun changement n'apparaît dans le sol. C'est la raison pour laquelle certains auteurs ont abordé la fertilité des sols par la méthode de l'incubation *in vitro* et *in situ*. En milieu aquatique, ULEHLOVA & PRIBIL (1978) ont étudié le phosphore et l'azote de l'eau en distinguant différentes fractions (éléments totaux, minéraux et organiques sur des échantillons filtrés à 45 et 0,4 microns) permettant de mieux cerner le niveau de fertilité potentielle du milieu. BUTTLER (1987) a considéré ce problème de la fertilité en étudiant la minéralomasse de la végétation puisque, comme le remarquent également DYKJOVA & ULEHLOVA (1978), celle-ci reflète le niveau de fertilité du sol et de l'eau, tout en caractérisant le « feedback » de l'enrichissement du milieu par la végétation (FIG. 6).

RELATIONS ENTRE LE CHIMISME DES NAPPES ET CELUI DU LAC

L'intérêt de la relation des marais avec le lac réside surtout dans l'éventuel enrichissement des milieux en éléments nutritifs, particulièrement lorsqu'il y a inondation directe par le lac, comme c'est le cas pour la prairie eutrophe à Laïche élevée et, dans une moindre mesure, pour la prairie à petites Laïches. Or parmi les éléments nutritifs majeurs, on peut constater, d'une façon générale (TAB. II), que seuls les nitrates sont présents en quantités plus importantes dans l'eau du lac. Pourtant, à cet égard, l'effet des inondations est à peine perceptible. Comme indiqué précédemment, c'est l'absorption immédiate par la végétation (ainsi que par les micro-organismes du sol) de tout excès en nitrates qui explique cette situation. Le mécanisme est identique pour les phosphates. Pourtant, la productivité de la végétation ne laisse aucun doute sur le niveau élevé de fertilité dans cette prairie eutrophe (BUTTLER 1987), surtout si on la compare à la prairie mésotrophe de la même association. La figure 6 illustre la répartition, par unité de surface, des teneurs en azote, phosphore et potassium dans la végétation des quatre types de prairies. La plus grande fertilité des sols inondés par le lac apparaît ainsi très clairement.

Comme le suggère ARREGUIT (1990), la présence, dans la rhizosphère du roseau notamment, de bactéries aérobies fixatrices d'azote se développant dans des microsites aérés du gley réduit, peut aussi influencer le cycle de l'azote dans certains milieux.

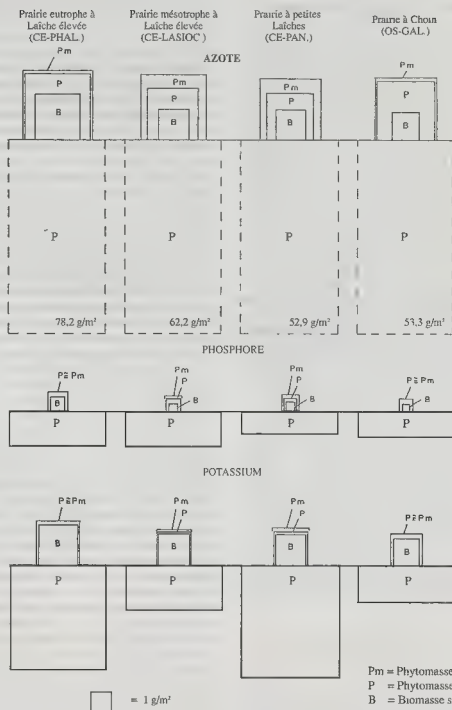


FIG. 6. Répartition des principaux éléments minéraux dans les parties aériennes et souterraines de la végétation (la surface des carrés est proportionnelle aux quantités en g/m², sauf pour les valeurs dépassant 50 g/m², indiquées avec un carré en traits interrompus).

CONSÉQUENCES POUR LA GESTION DES MARAIS

La simple définition d'une association végétale n'est pas toujours suffisante pour caractériser valablement le milieu du point de vue de l'écologie végétale et pour permettre une gestion intégrée. Le cas des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel illustre bien ce propos, puisque pour les deux associations végétales décrites ici (*Caricetum elatae* et *Orchio-Schænetum nigricantis*), il existe une certaine diversité de sols et de nappes dont il faut tenir compte lors de l'entretien. Une connaissance plus approfondie de la végétation (variantes d'association), des types de sols, de l'hydrodynamique, de l'hydrochimie et des cycles biogéochimiques a permis de mieux comprendre l'évolution de ces prairies et d'orienter les mesures d'entretien (BUTTLER, 1987). Le fauchage des marais, en particulier, se pose en termes différents selon les types de milieux :

Dans le cas des associations végétales humides et régulièrement inondées par le lac (p. ex. prairie eutrophe à laiche élevée sur gley réduit à anmoor tourbeux ou rose-lière), le fauchage doit se faire principalement dans un but d'épuration des eaux du lac. Cela veut dire qu'il faut faucher pour exporter les éléments nutritifs apportés par le lac, ce qui empêche leur remise en circulation lors de la décomposition des litières. Par le fauchage de cette végétation on évite aussi, à terme (et surtout dans les milieux faiblement inondés par le lac), l'évolution vers la pseudo-roselière.

Dans le cas des milieux plus secs non inondés par le lac (par exemple la prairie à Choin sur gley oxydé humifère à hydromull), le fauchage doit empêcher à la fois l'embroussaillage et l'autofumure qui pourraient entraîner, à plus ou moins brève échéance, un changement de composition floristique.

Dans les milieux à nappe élevée et stable où se forme de la tourbe, le fauchage ne constitue pas une priorité. L'accumulation de matière organique étant principalement souterraine, l'entretien devrait plutôt s'orienter vers le rajeunissement des sols par le creusage d'étangs. L'action très sélective de l'hydromorphie limite considérablement l'embroussaillage.

De même, le rythme et la période de fauchage peuvent avoir des effets différents sur la composition floristique et sur la physiologie selon les types de prairies (BUTTLER, 1987, 1992).

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier de leur collaboration MM. J.-M. GOBAT, J.-C. VEDY, professeurs, ainsi que MM. P. CORNALLI, M. BUECHE, Y. BOUYER, J.-P. DUBOIS, J.-D. TEUSCHER, Y. LAVANCHY, et Mlle C. CACCIA et M. GAFNER. Ce travail a été partiellement subventionné par le Fonds national suisse de la recherche scientifique.

BIBLIOGRAPHIE

- ARREGUIT, M., (1990).— *Étude de la fixation d'azote dans la rhizosphère du roseau (Phragmites communis)* Trav. lic. Univ. Neuchâtel.
- BAYLEY, S.E., ZOLTEK, J., HERMANN, A.J., DOLAN, T.J. & TORTORA, L., (1985).— Experimental manipulation of nutrients and water in a freshwater marsh : effects on biomass, decomposition and nutrient accumulation. *Limnol. Oceanogr.*, 30 (3) : 500-512.
- BOUYER, Y. & KUBLER, B., (1981).— Hétérogénéité chimique et hydrologique des eaux souterraines d'un karst du Haut-Jura neuchâtelois, Suisse. *Journal of Hydrology*, 54 : 315-339.
- BOUYER, Y. & POCHON M., (1980).— La migration du fer en milieu marécageux dans le Haut-Jura et dans le plateau moissais suisse. *Bull. BGS*, 4 : 42-48.
- BUTTLER, A., (1983).— La rive sud du lac de Neuchâtel Bull. Groupe Travail pour l'Enseignement de l'Ecologie - ECO-Informations, 8 : 1-16.
- BUTTLER, A., BUECHE, M., CORNALLI, Ph. & GOBAT J.-M., (1985).— Historischer und ökologischer Ueberblick über das Sudostufer des Neuenburger Sees. *Telma (Hannover)*, 15 : 31-42.
- BUTTLER, A., (1987).— *Étude écosystémique des marais non bousés de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse) : phytosociologie, pédologie, hydrodynamique et hydrochimie, production végétale, cycles biogéochimiques et influence du fauchage sur la végétation*. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel : 284 p.
- BUTTLER, A. & GALLANDAT, J.-D., (1990).— Phytosociologie des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse) et modèle de succession autogène. *Phytoc. analoga*, 18 (1) : 129-158.
- BUTTLER, A. & GOBAT, J.-M., (1991).— Les sols hydromorphes des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel (Suisse). *Bull. Ecol.*, 22 (3-4) : 405-418.
- BUTTLER, A., (1992).— Permanent plot research in wet meadows and cutting experiment. *Vegetatio* (sous presse).
- DYKYJOVA, D. & ULEHLOVA, B., (1978).— Structure and chemistry of the fishpond bottom. In : DYKYJOVA, D., et al., (1978). Pond littoral ecosystems *Ecological Studies*, 28 : 141-156. Springer Verlag, Berlin.
- EGLOFF, Th., (1983).— Der Phosphor als primär limitierender Nährstoff in Streuwiesen (Molinion), Düngungsexperiment im unteren Reusstal. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rubel, Zürich*, 50 : 119-148.
- ELLENBERG, H., (1977).— Stickstoff als Standortsfaktor, insbesondere für mittel-europäische Pflanzengesellschaften. *Écol. Plant.*, 12 (1) : 1-22.
- MISEREZ, J.-J., 1973.— *Géochimie des eaux du karst jurassien*. Thèse Univ. Neuchâtel, 313 p.
- SOLLBERGER, H., (1974).— *Le lac de Neuchâtel (Suisse)*. Thèse, Univ. de Neuchâtel, 434 p.
- TUKEY, H.B., (1970).— The leaching of substances from plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 21 : 305-324.
- ULEHLOVA, B. & PRIBIL S., (1978).— Water chemistry in the fishpond littorals. In : DYKYJOVA, D., et al., (1978). Pond littoral ecosystems. *Ecological Studies*, 28 : 126-140. Springer Verlag, Berlin.
- YERLY, M., (1970).— *Ecologie comparée des prairies marécageuses dans les Préalpes de la Suisse occidentale*. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rubel, Zürich 44, 122 p.

ÉTUDE D'UN ÉCOSYSTÈME DE MAQUIS À *JUNIPERUS PHÆNICA* L. (NAXOS, CYCLADES, GRÈCE) : PRÉSENTATION GÉNÉRALE *

J. MATSAKIS¹, G.M. TSIOURLIS¹, M. KARAMAOUNA¹, A. LEGAKIS¹, L. PARASCHI¹, P. BLANDIN² & M. LAMOTTE³.

¹University of Athens, Department of Biology, Section of Ecology and Taxonomy, Panepistimioupolis, 15784-Athènes (Grèce)

²Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Ecologie Générale, 4, avenue du Petit Château, 91800-Brunoy (France)

³Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm, 75230-Paris Cédex 05 (France).

SUMMARY (original scientific paper)

STUDY OF A *JUNIPERUS PHÆNICA* L. MATORRAL ECOSYSTEM (NAXOS, CYCLADES, GREECE) : GENERAL SURVEY.

In the eastern coast of the Naxos Island (Cyclades, Greece), a research programme on the structural and functional patterns of a matorral ecosystem was developed. This paper presents the area and the general characteristics of the ecosystem. The climate is semi-arid, with more than 5 months without rain. The bedrock is calcareous. The red Mediterranean soil is not deep and contains a high proportion of stones. The plant community is dominated by a stratum of ligneous species covering less than 60 % of the soil surface. The dominant species is *Juniperus phœnicea*, the highest individuals of which reach 4 m. In open areas, the herbaceous stratum is dominated by *Urginea maritima*. The vegetation structure and dynamics are dependent on goats, which are grazing in the area over the year. Indications are given about the study of the animal community. Various sampling techniques were needed. In order to summarize some preliminary observations, a simplified food-web is presented, which will be used as a general framework for further functional studies.

KEY WORDS : Matorral - Climate - Soil - Plant community - Animal community - Food web - Greece - Cyclades - Naxos Island.

RÉSUMÉ (travail original)

Un maquis de la côte orientale de l'île de Naxos (Cyclades, Grèce), a fait l'objet d'un programme de recherches sur sa structure et son fonctionnement. Ce premier article présente les caractéristiques générales du site et de l'écosystème. Le climat est semi aride, avec plus de 5 mois pratiquement sans pluie. La roche-mère est calcaire. Le sol, fersialléthique, est peu épais, il contient une forte proportion de pierres. Le peuplement végétal est dominé par une strate d'espèces ligneuses couvrant moins de 60 % de la surface. L'espèce principale est le genévrier *Juniperus phœnicea*, dont les individus les plus grands atteignent 4 m. Dans les zones ouvertes, une strate herbacée se développe temporairement, dominée par *Urginea maritima*. La structure et la dynamique de la végétation sont fortement marquées par des chèvres qui pâturent dans le site toute l'année. Des indications sont fournies sur l'étude du peuplement animal, qui a nécessité différentes techniques d'échantillonnage. Pour résumer un certain nombre d'informations préliminaires, un schéma du réseau trophique est proposé, qui servira de cadre pour approfondir l'étude fonctionnelle de l'écosystème.

MOTS CLÉS : Maquis - Climat - Sol - Végétation - Peuplement animal - Réseau trophique - Grèce - Cyclades - Île de Naxos.

INTRODUCTION

Parmi les écosystèmes méditerranéens, les maquis et leurs équivalents – matorrals, chaparrals – sont particulièrement intéressants en raison de leurs remarquables convergences structurales et fonctionnelles (voir par exemple : SPECHT, 1968 ; MOONEY & DUNN, 1970 ; DI CASTRI & MOONEY, 1973 ; MOONEY, 1977 ; QUEZEL, 1979 ; DI CASTRI *et al.*, 1981 ; MARGARIS & MOONEY, 1981 ;

SPECHT & MOLL, 1983 ; BLONDEL *et al.*, 1984). Cependant, de façon générale, on manque encore dans les régions méditerranéennes d'études monographiques apportant des informations structurales et fonctionnelles portant sur les composantes végétales et animales d'un même écosystème (LAMOTTE & BLANDIN, 1989). L'une des principales raisons en est sans doute la forte hétérogénéité structurale de nombreux écosystèmes méditerranéens, notamment des maquis, qui pose de difficiles problèmes d'échantillonnage.

Il nous a donc paru intéressant d'entreprendre l'analyse d'un écosystème de maquis pour en décrire qualitativement et quantitativement les principales composantes. Dans la perspective d'une approche comparative permettant de tester ultérieurement certaines hypothèses sur le « syndrome d'insularité » (BLONDEL, 1986), nous avons choisi en 1981 un maquis de la côte orientale de Naxos, dans l'archipel des Cyclades. Un programme pluriannuel y a été engagé à partir de 1982, avec pour objectif l'analyse quantitative de la végétation, l'estimation de la production primaire et l'analyse d'un certain nombre de groupes animaux particulièrement caractéristiques. Diverses notes préliminaires ont déjà été publiées (LEGAKIS, 1983, 1985 ; MAGIORIS, 1985 ; MATSAKIS & KARAMAOUNA, 1983 ; MATSAKIS *et al.*, 1986 ; PARASCHI, 1986, 1990 ; TRIHAS & LEGAKIS, 1986, TSIOURLIS, 1989).

En préalable à une série d'articles spécialisés, nous nous proposons ici de présenter les caractéristiques générales du site et quelques traits essentiels de l'écosystème.

LE SITE D'ÉTUDE

Naxos est l'île la plus grande de l'archipel égéen des Cyclades. Son relief est contrasté : la région centrale, qui culmine à plus de 1000 m, et la partie orientale montrent des pentes très accentuées, parfois abruptes, tandis que la partie occidentale est bien plus plate, avec des terres relativement fertiles et intensément exploitées. Corrélati-

vement, la population humaine est très inégalement répartie : la partie orientale, sur 10 à 20 km de large, et toute la partie sud sont très peu habitées.

La géologie de l'île est relativement complexe, ce qui retentit sur la diversité des sols. Dans le nord-ouest, existent des gneiss et granits, vers le centre des micaschistes. Dans les régions basses occidentales, on rencontre des alluvions sablo-limoneuses. Cependant, les substrats dominants sont calcaires ; ils donnent des lithosols associés à des sols rouges méditerranéens et des rendzines.

Le maquis étudié se situe sur la côte est, à environ 5 km au sud du village de Moutsouna, à hauteur de la petite baie d'Aghios Ioannis. La zone choisie correspond à des terres appartenant aux habitants et à la commune d'Apiranthos ; elles sont pratiquement abandonnées depuis les années 50, hormis la présence, toute l'année, de troupeaux de chèvres en pâturage semi-contrôlé.

Le maquis occupe un versant à pente assez forte (25 à 30°) orienté à l'est, à une distance d'environ 1,8 km de la côte. Il occupe la quasi totalité de ce versant (Fig. 1), un trapèze d'environ 4 ha dont le petit côté culmine à 250 m d'altitude. Le même type de végétation couvre les pentes au sud du site, tandis qu'au nord, ainsi qu'à l'est vers la côte, se rencontrent des oliveraies plus ou moins abandonnées. En contrebas, sur des terrains à pente très atténuée, s'étendent, pratiquement jusqu'à la côte, des phryganas, formations basses à chaméphytes en coussinet, de composition spécifique variée mais toutes fortement marquées par l'impact des chèvres.

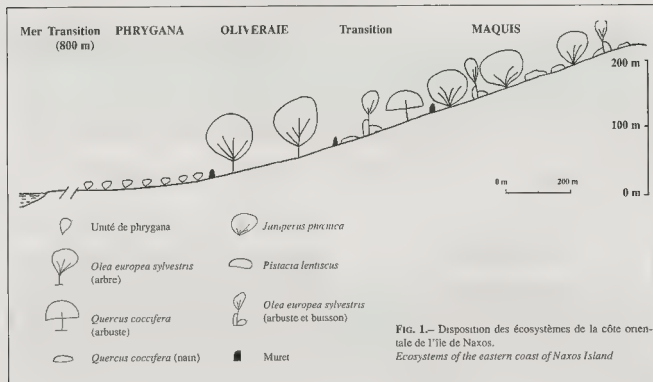


FIG. 1.— Disposition des écosystèmes de la côte orientale de l'île de Naxos.
Ecosystems of the eastern coast of Naxos Island

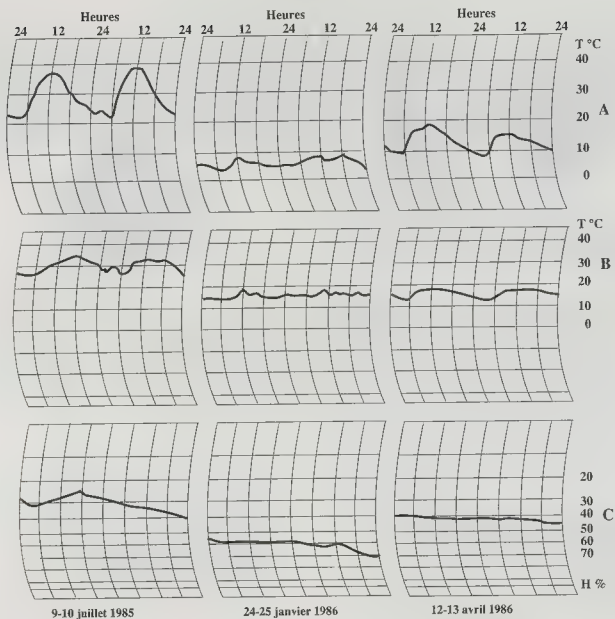


FIG. 2.- Enregistrements de la température de l'air sous abri, à 1,5 m du sol (A), de la température (B) et de l'humidité relative de l'air (C) au niveau du sol, à l'ombre, à différentes périodes du cycle saisonnier (maquis à *Juniperus phoenicea*, côte est de Naxos) Records of air temperature under shelter, at 1.5 m above soil (A), of air temperature (B) and moisture (C) at the soil level, in the shade, at different seasons (*Juniperus phoenicea matorral*, Naxos, eastern coast)

LE CLIMAT

Dans la gamme des climats qu'offre l'espace égéen, celui des Cyclades est le plus aride. Selon le système d'EMBERGER (1955), le climat de Naxos est de type méditerranéen semi-aride ; selon le système de GAUSSEN (1963), qui prend en considération le nombre de jours biologiquement secs, il est de type xérothermo-méditer-

ranéen (plus de 150 jours ayant cette caractéristique). D'après les relevés de la station météorologique de l'Etat, installée sur la côte ouest, près du port de Naxos, les précipitations annuelles sont en moyenne de 380 mm. La température annuelle moyenne est de 19,5°C, la température moyenne des mois les plus froids (décembre-janvier) est de 13°C et celle du mois le plus chaud (juillet) de 26°C.

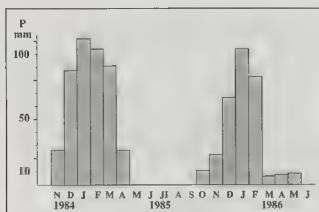


FIG. 3.— Précipitations mensuelles enregistrées sur le site du maquis à *Juniperus phoenicea* (côte est de Naxos). Monthly records of rainfall in the *Juniperus phoenicea* matorral (Naxos, eastern coast).

Les reliefs importants de l'île induisent certainement une gradation altitudinale du climat, qui doit être prononcée du côté oriental, les sommets se situant, à vol d'oiseau, à moins de 5 km de la côte. Ces reliefs doivent aussi induire des différences entre les parties est et ouest de l'île, mais l'on manque de données comparatives. Toutefois, il est fréquemment constaté que des pluies apportées par des vents du sud-ouest sont arrêtées par les monts du centre de l'île.

L'installation d'un pluviomètre de type HELLMAN et d'un thermo-hygrographe à enregistrement continu placé sous abri a permis de préciser les caractéristiques climatiques du site d'étude de novembre 1984 à mai 1986. Un deuxième thermo-hygrographe a enregistré parallèlement la température et l'humidité relative de l'air au niveau du sol, à l'ombre, ce qui a permis d'illustrer le fait que les variations saisonnières aussi bien que nyctémérales ont une moindre amplitude à la surface du sol (FIG. 2).

En ce qui concerne les températures, on a ainsi constaté de notables différences avec la côte ouest. En 1985, les températures estivales du site d'étude ont été nettement plus élevées : les écarts entre les moyennes des maximums étaient de + 6,5° C en juillet et de + 8° C en août, et les écarts entre les moyennes des minimums étaient de + 4° C en juillet comme en août. En revanche, les températures étaient légèrement plus basses en hiver : en février les écarts étaient de - 1,5° C pour les moyennes des maximums et de - 1° C pour celle des minimums.

La moyenne mensuelle de l'humidité relative de l'air, d'avril à début septembre, n'a pas dépassé 40 % ; les valeurs extrêmes enregistrées au cours de cette période ont été 65 % en mai et 20 % en juillet. Pendant les périodes automnales et hivernales, les moyennes mensuelles ont varié entre 55 % et 70 %, les valeurs extrêmes enregistrées étant de 92 % en février et de 32 % en mars.

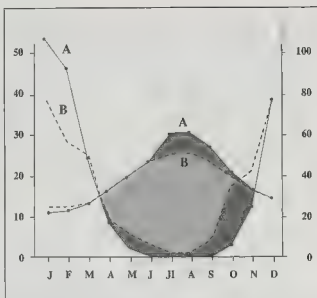


FIG. 4.— Comparaison des diagrammes ombrothermiques établis pour le site du maquis à *Juniperus phoenicea* (côte est de Naxos, 1984-1986) : A., et à la station météorologique de l'ouest de Naxos pour une période de 45 ans (1931-1975) : B. Comparison of ombrothermic diagrams established for the *Juniperus phoenicea* matorral (Naxos, eastern coast, 1984-1986) A., and for the Naxos western coast (Siata meteorological station, 1931-1975) : B.

Le relevé des précipitations montre qu'au cours de la période étudiée, les pluies ont débuté entre le 15 octobre et le 15 novembre pour s'arrêter vers la fin avril. Les mois les plus pluvieux sont janvier et février, suivis par décembre et mars (FIG. 3).

La figure 4 permet de comparer le diagramme thermique moyen établi pour le site d'étude à partir des données relevées en 1984-1986 au diagramme établi pour la côte ouest à partir des données recueillies continuellement de 1931 à 1975 par le poste météorologique de l'État. Si l'on ne peut faire de façon rigoureuse la part entre les différences liées à la situation géographique et celles dues aux fluctuations interannuelles, ce graphique montre combien l'audité peut être prononcée dans le site étudié.

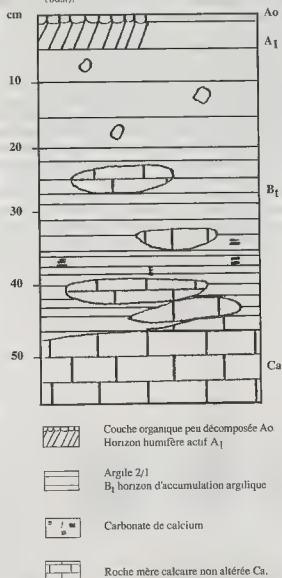
LE SOL

La roche-mère, calcaire, affleure sur 10 à 20 % de la surface du sol, parfois sous forme de blocs assez massifs, plus souvent en formant des crêtes et des pointes aiguës dépassant la surface de quelques dizaines de centimètres à près d'un mètre. Des pierres abondantes recouvrent pour leur part entre 20 et 40 % du sol, de sorte que la terre ne constitue pratiquement jamais d'étendues notables libres de rochers ou de cailloux. Ce type de situation, particuliè-

TABLEAU I.—Caractéristiques du sol du maquis à *Juniperus phoenicea* (côte est de Naxos).
Soil characteristics in the *Juniperus phoenicea* matorral (Naxos, eastern coast).

Profondeur (cm)	pH	CaCO ₃	Argile %	Limon	Sable	Matière organique %	C %	N %	C/N
0-6	7,0	1,3	36	29	35	8,6	5,0	0,41	12,1
6-20	7,2	1,3	38	29	33	7,3	4,2	0,35	12,2
20-30	7,5	4,2	42	25	33	4,6	2,6	0,22	11,8

FIG. 5.— Profil du sol du maquis à *Juniperus phoenicea* (côte est de Naxos). Soil profile in the *Juniperus phoenicea* matorral (Naxos, eastern coast).



rement fréquent en région méditerranéenne, complique évidemment la conception des échantillonnages.

Le sol proprement dit est un sol rouge fersiallitique peu profond, la roche-mère non altérée se rencontrant en moyenne dès 40 cm de profondeur (Fig. 5). La charge des profil en cailloux s'accroît avec la profondeur; elle est en moyenne de 55 %. La litière (horizon Ao) est distribuée horizontalement de façon très hétérogène, en fonction de la répartition des végétaux et des irrégularités de la surface, où elle s'accumule par places. En moyenne, son recouvrement est de près de 50 %; son épaisseur varie de 2 à 6 cm et ses caractéristiques morphologiques traduisent une décomposition assez lente. L'horizon A₁ est peu épais; sa surface présente des traces d'activité de lombrics. La texture limono-argileuse devient plus argileuse à proximité de la roche-mère (TAB. I). La structure, grumeleuse près de la surface, devient en profondeur polyédrique et même prismatique. Dans l'horizon B_t d'accumulation, le pourcentage d'argiles dépasse 40 % et la cohésion est forte à sec.

Le pH, neutre, augmente légèrement avec la profondeur (TAB. I). La teneur en matière organique est relativement élevée en surface (plus de 8 %); Le rapport C/N est voisin de 12, ce qui traduit une minéralisation assez active, en dépit du frein que représentent les longs mois de sécheresse. La teneur en azote, de l'ordre de 0,2 à 0,4 %, est assez faible.

La capacité totale d'échange va de 40 me/100 gr dans l'horizon B_t à 52 me/100 gr dans l'horizon A₁. Ces valeurs montrent l'importance relative des illites et des montmorillonites dans l'horizon B_t surtout. La saturation du complexe est moyenne à forte, variant de 46 % en surface à 69 % dans B_t. L'équilibre entre les cations échangeables Ca⁺⁺, Mg⁺⁺ et K⁺ est satisfaisant (TSIOURLIS, 1990).

Faute de pouvoir effectuer des études plus précises, la disponibilité en eau du sol a été approchée, de façon certes très imparfaite, par la mesure en 1986 de l'humidité relative des différents horizons (TAB. II). Les résultats illustrent bien le cycle saisonnier et suggèrent les contraintes auxquelles doivent être confrontés les végétaux et la faune du sol. Les valeurs obtenues n'ont jamais été élevées, même en janvier, le mois le plus pluvieux: elles ne dépassaient qu'à peine 25 %. En avril et mai 1986, les valeurs

TABLEAU II. — Humidité relative du sol (en %) estimée à différentes périodes de l'année 1986 dans le maquis à *Juniperus phanicea* (côte est de Naxos). Soil moisture estimated in 1986, at different periods, in the *Juniperus phanicea* matorral (Naxos, eastern coast)

Profondeur cm	Janv.	Mars	Avril	Mai	Juil.	Sept.	Nov.	Déc.
0 - 10	24,3	11,5	3,2	2,0	1,2	3,3	7,5	19,9
10 - 30	25,1	18,8	2,8	4,2	2,6	3,6	8,4	23,6
30 - 40	23,0	16,2	5,2	4,7	2,3	4,6	12,8	21,9

étaient beaucoup plus basses, fait à mettre en relation avec les caractéristiques thermiques du printemps, mais sans doute aussi avec les faibles précipitations enregistrées en 1986 depuis le 10 février (FIG. 3). Au cœur de l'été (juillet) les valeurs obtenues étaient particulièrement basses (moins de 3 %), et ce n'est qu'après septembre qu'une certaine remontée a été observée.

LE PEUPLEMENT VÉGÉTAL

La figure 6 représente, de façon schématique, les espèces principales du maquis. Il s'agit de quatre espèces ligneuses — le Genévrier rouge (*Juniperus phanicea*), le Lentisque (*Pistacia lentiscus*), l'Olivier sauvage ou Oléastre (*Olea europaea* var. *silvestris*) et le Chêne kermès (*Quercus coccifera*) — et d'une plante à bulbe, la Scille officinale (*Urginea maritima*).

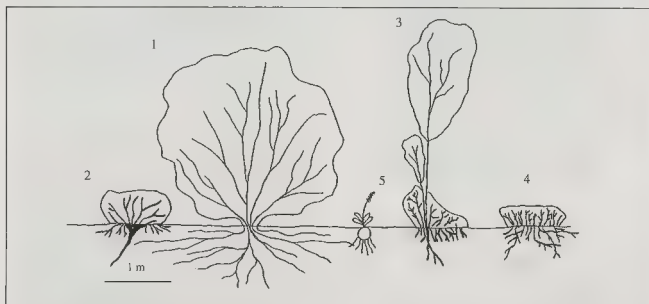


FIG. 6. — Représentation schématique des principales espèces végétales du maquis de la côte est de Naxos :

- 1 *Juniperus phanicea* - 2 *Pistacia lentiscus* - 3 *Olea europaea* var. *silvestris* - 4 *Quercus coccifera* - 5 *Urginea maritima*
Simplified structure of the dominant plant species of the Naxos matorral (eastern coast)

La strate herbacée comprend plus de 60 espèces, dont 17 graminées. Son étude quantitative sur 4 quadrats de 4 m² échantillonnés chaque mois pendant un cycle annuel a montré qu'en terme de biomasse la scille officinale est très largement dominante (TSIOURLIS, 1990). Au mois d'avril, la densité de cette espèce atteint de l'ordre de 12 individus au m². A cette époque les feuilles — en général de 2 à 6 par pied — sont déjà très largement consommées, notamment par des mollusques, et atteintes de galles ; l'été, elles se dessèchent. C'est vers la fin août qu'apparaissent les premières tiges ; en novembre, il n'en reste plus guère qu'environ une par m², desséchée, portant des restes d'inflorescence et des graines.

L'analyse quantitative de la strate ligneuse a été effectuée à l'intérieur d'une aire carrée de 120 m de côté, divisée en 144 parcelles de 10 x 10 m. Dans chacune de celles-ci le recouvrement de chaque espèce a été mesuré à ± 5 %. Le recouvrement total est inférieur à 60 %. La figure 7 illustre la structure horizontale de la strate ligneuse dans une partie (60 x 50 m) de la parcelle.

Le Genévrier est l'espèce dominante, avec un recouvrement de 46 % ; il est assez régulièrement réparti, puisque présent, mais avec des recouvrements variables, dans toutes les parcelles. C'est un arbrisseau à cime dense, conique ; les individus les plus grands du maquis atteignent 4 m, la hauteur moyenne se situant à un peu moins de 3 m.

Le lentisque, nettement moins abondant, n'est présent que dans un peu plus de la moitié des quadrats ; son recouvrement global est de 10,5 %. Il se présente sous forme de buissons de moins de 1 m de hauteur couvrant une surface de l'ordre de 10 m². L'olivier, dont le recouvrement global

est de 10 %, montre généralement une structure complexe : d'un buisson épineux bas émergent un jeune arbuste de 3 à 4 m de hauteur et, parfois une tige plus jeune (Fig. 6). Le Chêne kermès, qui recouvre moins de 2 % du maquis, se présente sous deux formes : l'une, naine, en buisson bas, est la plus fréquente ; l'autre correspond à des arbustes de 4 à 5 m de haut en moyenne, au nombre de 4 par hectare seulement.

La physionomie du peuplement végétal est profondément marquée par l'impact des chèvres, dont la charge moyenne est de 3 individus à l'hectare. Les animaux sont présents en liberté pratiquement toute l'année, une partie du troupeau étant toutefois conduite dans une autre aire de pâturage entre mai et octobre.

Au niveau de la strate herbacée, les graminées sont très consommées, tandis que la scille officinale ne l'est semble-t-il pas ; ceci peut expliquer au moins en partie sa dominance. En ce qui concerne les ligneux, les deux espèces dominantes, le Genévrier et le Lentisque, ne sont qu'exceptionnellement consommés (sauf les baies du Lentisque). En revanche, les jeunes pousses d'Olivier sauvage et de Chêne kermès sont systématiquement prélevées par les chèvres. Ce fait explique vraisemblablement la morphologie des individus de ces deux espèces qui se présentent sous forme de buissons bas impénétrables. Les tiges de l'olivier émergent des buissons représentent des rameaux épargnés, dépassant la hauteur maximale à laquelle les chèvres effectuent leurs prélèvements. Quant aux Chênes kermès à port arbutif, ils sont peut-être les témoins d'une période sans pâturage ; aujourd'hui, leur houppier est taillé horizontalement par les chèvres.

Avec plus de 40 % de la surface du sol non recouverts par la strate arbustive, le maquis présente une structure assez ouverte, ce qui a facilité sa pénétration aussi bien pour l'analyse quantitative de la végétation que pour l'étude du peuplement animal. L'hétérogénéité horizontale de l'écosystème, disposé selon une mosaïque assez complexe, n'a cependant pas facilité la conception des échantillonnages.

LE PEUPLEMENT ANIMAL

Plusieurs groupes d'Invertébrés ont fait l'objet d'études quantitatives assez fines, en particulier les Mollusques et différentes catégories d'Arthropodes (à l'exclusion des Acariens et de la majorité des Insectes Aptérygotes). Les inventaires spécifiques ont pu être menés à bien dans quelques cas, mais ils ont été souvent limités par le manque de spécialistes et par l'état fréquemment lacunaire des connaissances. Il n'est donc pas encore possible d'apprécier la richesse spécifique de l'écosystème en Invertébrés, bien que de l'ordre de 250 espèces aient été répertoriées, dont quelques unes nouvelles pour la science, par exemple parmi les Diplopodes et les Araignées.

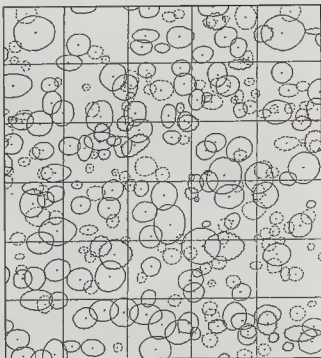


FIG. 7.— Structure horizontale du maquis à *Juniperus phoenicea* (côte est de Naxos) dans une parcelle de 60 x 50 m. Horizontal structure of the *Juniperus phoenicea* matorral (Naxos, eastern coast) in a 60 x 50 m plot. 1 : *Juniperus phoenicea* (—); 2 : *Pistacia lentiscus* (---); 3 : *Olea europaea* var *sylvestris* (.....).

Différentes méthodes d'échantillonnage des Invertébrés ont été mises en œuvre. Afin d'inventorier la faune fréquentant la strate arbustive, des prélèvements sur les rameaux de *Juniperus phoenicea*, l'espèce dominante, ont été régulièrement effectués, à trois niveaux différents, au cours d'un cycle saisonnier. La faune inféodée au sol a nécessité la combinaison de différents types d'échantillonnages, du fait de l'hétérogénéité horizontale du milieu. Pour la plupart, ils ont été répétés mensuellement pendant au moins un cycle annuel. Sous des individus des différentes espèces de ligneux, les litières ont été prélevées sur des unités de 0,25 x 0,25 m et soumises à extraction dans des batteries d'appareils de type BERLESE-TULLGREN ; les pierres ont été échantillonnées, sur toutes leurs faces, selon une procédure permettant l'extrapolation des résultats à l'unité de surface de sol. Dans les zones ouvertes, des récoltes à vue ont été effectuées à l'intérieur de quadrats de 1 x 1 m, avec prospection systématique du dessous des pierres ; toutefois, les Orthoptères ont seulement fait l'objet d'estimations assez sommaires pour apprécier leur densité et leur biomasse en période d'abondance maximale (été). Enfin, des pièges d'interception placés les uns sous couvert de *Juniperus phoenicea*, les autres en

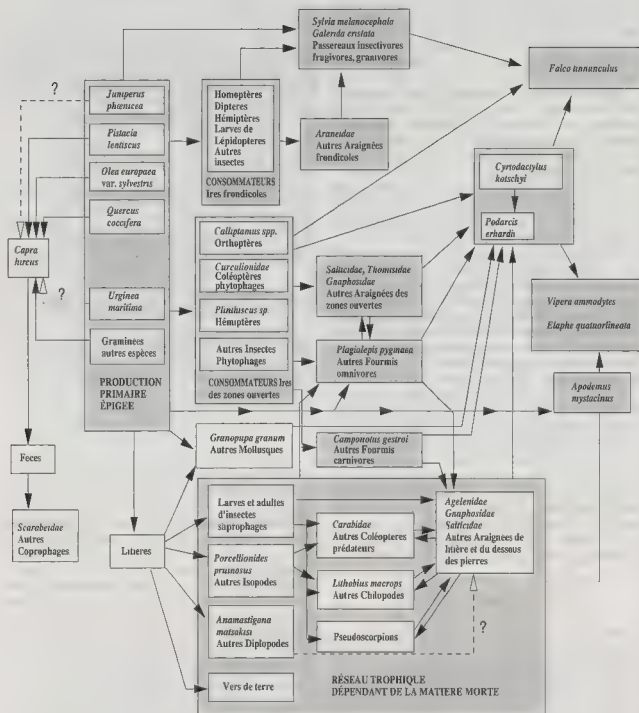


FIG. 8.— Représentation partielle du réseau trophique du maquis à *Juniperus phoenicea* (côte est de Naxos).
 Tentative food-web of the *Juniperus phoenicea* maquis (Naxos, eastern coast)

zone ouverte, ont permis d'échantillonner la faune circulant à la surface du sol, tandis que des prospections particulières, avec fouille du sol, ont été réalisées pour estimer la densité des nids de fourmis.

En ce qui concerne les Vertébrés, les populations de Reptiles ont été étudiées de façon quantitative, en combinant des estimations visuelles le long de transects et la mise en œuvre de captures, marquages et recaptures pour certaines espèces. Les Oiseaux ont été régulièrement observés pendant trois années consécutives, ce qui a permis d'établir un bilan qualitatif de la communauté et de distinguer, parmi les espèces contribuant de façon significative à la vie de l'écosystème, les sédentaires, les migratrices nicheuses et les hivernantes. À partir de différentes observations, la densité des couples de Passereaux nicheurs a été évaluée de façon approximative. Quant aux Mammifères, peu abondants, seule la population du Mulot *Apodemus mystacinus* a fait l'objet d'un essai de quantification, en été, à l'aide de piégeages nocturnes.

Les données quantitatives ou semi-quantitatives recueillies ont permis de déterminer, pour plusieurs catégories d'animaux, les espèces dominantes, ou, sinon, pour les Araignées par exemple, les familles dominantes. Il en ressort que, même si certaines catégories ont une richesse taxinomique non négligeable, il y a pratiquement toujours une nette dominance d'un petit nombre de taxons. Ainsi, 67 % des effectifs de Mollusques correspondent à 2 espèces sur 18 (MYLONAS, comm. pers.) ; 2 sur 5 espèces de Diplopes en représentent 90 % ; 54 % des nids de fourmis appartiennent à une seule espèce, sur un total de 10 (LEGAKIS, 1985). Dans le cas des Araignées, on trouve sous les ligneux, dans la litière et sous les pierres, des représentants de 21 familles, parmi lesquelles 3 seulement forment de l'ordre de 60 % des effectifs (PARASCHI, 1990). Si l'on ajoute à cela que les Vertébrés quantitativement importants sont eux-mêmes peu nombreux, on peut espérer reconstituer sans trop de difficultés quelques traits essentiels du fonctionnement trophique de l'écosystème. La figure 8, qui s'appuie sur toutes les observations qui ont pu être faites concernant les régimes alimentaires, constitue une première ébauche, qualitative et partielle, du réseau trophique ; elle permet de dégager déjà quelques caractéristiques du peuplement animal et constituera un premier cadre à partir duquel différentes questions pourront être approfondies.

Si l'on considère les Invertébrés, trois sous-ensembles apparaissent dans le réseau trophique, qui ont vraisemblablement des degrés de complexité différents.

Le premier, le plus simple, correspond aux chaînes alimentaires qui se constituent à partir de la production épigée des ligneux. Ce sous-ensemble « frondicole » est probablement exploité pour l'essentiel par différents passereaux insectivores, comme la Fauvette mélanocéphale (*Sylvia melanocephala*).

Le second sous-ensemble, sans doute plus diversifié, dépend de la production épigée de la strate herbacée. Le troisième, le plus complexe, se constitue à partir des saprophages exploitant les retombées de litière. Comme nombre de réseaux édaphiques, il présente en particulier une assez grande diversité d'invertébrés prédateurs (BLANDIN et al., 1980). En raison de leur abondance (plus de 150 ind./ha), les geckos (*Cyrtodactylus kotschy*) et les lézards (*Podarcis erhardii*) sont les Vertébrés exploitant le plus intensément ces deux sous-réseaux, mais certainement de façon différentielle. En effet, les geckos chassent davantage sous couvert, dans la litière, alors que les lézards chassent préférentiellement dans les zones ouvertes ; l'analyse comparée de contenus stomacaux a confirmé ces données d'observation (VALAKOS, comm. pers.). Les mulots (*Apodemus mystacinus*), dont la densité serait en été de l'ordre de 8 ind./ha (KATSADORAKIS, comm. pers.), exploitent peut-être davantage le réseau constitué à partir des litières.

Petits reptiles et mulots sont à leur tour la proie de deux serpents, *Vipera ammodytes* et *Elaphe quatuorlineata*, dont les densités respectives sont de l'ordre de 4 à 5 ind./ha et de 1 ind./ha. Ils sont également consommés par le Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), dont on a noté en outre la prédation sur des oiseaux et de gros insectes, en particulier des Orthoptères.

Il faut enfin signaler que le maquis est aussi exploité par deux espèces dont les domaines vitaux sont toutefois bien plus étendus : la Fouine (*Martes foina*), dont les fécès observés montrent qu'elle consomme des baies de genévrier et des insectes, et l'Aigle de Bonelli (*Hieraetus fasciatus*), qui niche dans la zone montagneuse de l'île.

LES PRINCIPALES ORIENTATIONS DES RECHERCHES

Les données essentiellement qualitatives qui viennent d'être sommairement présentées fournissent une première idée de l'organisation de l'écosystème de maquis de la côte orientale de l'île de Naxos. Les recherches qui y ont été poursuivies, dont rendront compte différents articles faisant suite à celui-ci, ont permis d'y développer l'analyse de plusieurs composantes importantes.

Les producteurs primaires ont fait l'objet d'une étude poussée des biomasses épigées et endogées et des minéralomasses ; les différentes composantes de la production annuelle ont été mesurées.

En ce qui concerne la faune, il a été choisi de porter l'effort principal sur plusieurs groupes d'invertébrés caractéristiques des différents sous-ensembles du réseau trophique identifiés ci-dessus. Outre la mise en jeu de diverses techniques d'échantillonnage permettant de rendre compte de la répartition spatiale des animaux, tant verticale qu'horizontale, une quantification des effectifs aussi

correcte que possible a été recherchée, afin de mettre en évidence les fluctuations des abondances et de les relier aux variations climatiques saisonnières. Il s'agissait aussi de caractériser les cycles des principales espèces. L'objectif ultime de ces analyses est d'aboutir à une description structurale et fonctionnelle de l'écosystème, faisant en particulier apparaître les fluctuations saisonnières, sans doute très prononcées, de son fonctionnement trophique.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient les nombreuses personnes, chercheurs, techniciens, stagiaires, qui ont participé aux recherches : A. ALEXANDRIS, S. DROSOPoulos, E. ECONOMIDOU, E. FARDELLA, H. FATSEA, H. GAITANAROU, J.J. GEOFFROY, G. KATSADORAKIS, P. KOKKINIA, D. KOLLAROS, L. KOULOMI-SOAVANTZI, V. KOUROUTOS, S. MAGGIORIS, M. MALAKOU, A. MARMARI, M. MYLONAS, D. PAPAPANAYOTOU, P. PETRAKIS, S. POISSONNET, K. RADEA, H. TOUNTA, A. TRIHAS, G. TSANGAS, E. VALAKOS.

Le programme a été subventionné par la C.E.E. (Contrat ENV-593-G [B] et ENV-593-G [TT]). La collaboration franco-hellénique a été soutenue par les Ministères des Affaires Étrangères de France et de Grèce. G.M. TSIOLIS a bénéficié d'une bourse de la C.E.E. pour réaliser sa thèse au Laboratoire d'Ecologie et de Génétique de l'Université Libre de Bruxelles, sous la direction de Madame le Professeur DENASYER.

BIBLIOGRAPHIE

- BLANDIN, P., CHRISTOPHE, T., GARAY, I. & GEOFFROY, J.J., 1980 - Les Arachnides et Myriapodes prédateurs en forêt tempérée. In : PESSON, P. (éd.) : *Actualités d'écologie forestière Sol, flore, faune*, Gautier-Villars, Paris : 477-506.
- BLONDEL, J., 1986 - *Biogéographie évolutive*, Masson, Paris.
- BLONDEL, J., VUILLEUMIER, F., MARCUS, L.F. & TEROUANNE, E., 1984 - Is there ecomorphological convergence among mediterranean bird communities of Chile, California and France ? *Evolutionary Biology*, 18 : 141-213.
- DI CASTRI, F., GOODALL, D.W. & SPECHT, R.L., eds., 1981 - *Ecosystems of the World. 11. Mediterranean-type shrublands*, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- DI CASTRI, F. & MOONEY, H.A., eds., 1973 - *Mediterranean Type Ecosystems*, Ecological Studies, 7, Springer-Verlag, Berlin.
- EMBERGER, L., 1955 - Une classification biogéographique des climats. *Rec. Trav. Lab. Bot. Géol.*, Montpellier, 7 : 3-43.
- GAUSSEN, G.H., 1963 - Carte bioclimatique de la zone méditerranéenne. *Notice explicative*, Unesco, Paris, 21 : 1-60.
- LAMOTTE, M. & BLANDIN, P., 1989 - Originalité et diversité des écosystèmes méditerranéens terrestres. *Biologia Gallo-hellenica*, 16 : 5-34.
- LEGAKIS, A., 1985 - Aspects of the distribution of ants in an insular mediterranean ecosystem (Cyclades is., Greece). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 28 (8) : 121-122.
- LEGAKIS, A., 1983 - Seasonal variation of the Arthropods observed on *Juniperus phoenicea* in an insular mediterranean ecosystem (Cyclades is., Greece). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 29 (6) : 115-116.
- MARGARIS, N.S. & MOONEY, H.A., eds., 1981 - *Components of productivity of mediterranean climate regions Basic and applied aspects*, Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- MATSAKIS, J.Th. & KARAMAOUNA, M., 1983 - Données préliminaires sur la répartition et l'évolution annuelle des Isopodes et Diplopodes dans un écosystème insulaire (Cyclades, Grèce). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 28 (8) : 119-120.
- MATSAKIS, J.Th., PARASCHIL, L. & KARAMAOUNA, M., 1986 - Traits saillants des peuplements édaphiques (Mésio-Arthropodes) d'un écosystème climacique insulaire (Cyclades, Grèce). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 30 (2) : 100-101.
- MOONEY, H.A., ed., 1977 - *Convergent Evolution in Chile and California Mediterranean Climate Ecosystems*, Dowdon, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- MOONEY, H.A. & DUNN, E.B., 1970 - Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution*, 24 : 292-303.
- PARASCHIL, L., 1986 - Spatial distribution and seasonal variation of a spider community in an insular mediterranean ecosystem. *Biologia Gallo-hellenica*, 12 : 377-381.
- PARASCHIL, L., 1990 - Aspects of the study of spider communities in two mediterranean ecosystems. *Acta Zool. Fennica*, 190 : 299-303.
- QUEZEL, P., 1979 - « Matorrals » méditerranéens et « chaparrals » californiens. Quelques aspects comparatifs de leur dynamique, de leurs structures et de leur signification écologique. *Ann. Sci. Forest.*, 36 : 1-12.
- SPECHT, R.L., 1968 - A comparison of the sclerophyllous vegetation characteristic of mediterranean type climates in France, California and Southern Australia. I. Structure, morphology and succession. *Aust. J. Bot.*, 17 : 277-292.
- SPECHT, R.L. & MOLL, E.J., 1983 - Mediterranean-type heathlands and sclerophyllous shrublands of the world - an overview. In : KRUGER, F.J., MITCHELL, D.T. & JARVIS, J.V.M., eds., *Mediterranean-type Ecosystems. The Role of Nutrients*, Springer-Verlag, Berlin : 41-65.
- TRIHAS, A. & LEGAKIS, A., 1986 - Temporal variation and spatial distribution of ground Coleoptera in an insular mediterranean ecosystem (Cyclades is., Greece). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 30 (2) : 98.
- TSIOLIS, A., 1989 - Production de litière et litière au sol des principales espèces végétales d'un maquis à *Juniperus phoenicea* (Naxos, Cyclades). *Biologia Gallo-hellenica*, 16 : 53-66.
- TSIOLIS, G.M., 1990 - *Phytomasse, productivité primaire et biogéochimie des écosystèmes méditerranéens phryganiens et maquis*. Thèse de Doctorat, Université Libre de Bruxelles : 170 p.

ÉTUDE D'UN ÉCOSYSTÈME DE MAQUIS À *JUNIPERUS PHAENICEA* L. (NAXOS, CYCLADES, GRÈCE) : PHYTOMASSE ET NÉCROMASSE ÉPIGÉES*

Georgios M. TSIOURLIS

University of Athens, Department of Biology, Section of Ecology and Taxonomy, Panepistimioupoli, 15784 Athènes (Grèce)

SUMMARY

(original scientific paper)

STUDY OF A *JUNIPERUS PHAENICEA* L. MATORRAL ECOSYSTEM (NAXOS, CYCLADES, GREECE) : ABOVEGROUND PHYTOMASS AND NECROMASS.

In this paper are presented the aboveground living vegetal biomass and the accumulated dead woody material of a Greek insular maquis (matorral) of *Juniperus phoenicea* L., with a high shrub canopy covering about 55-60% on a calcareous rocky soil. The above live biomass reaches 40.2 t/ha (dry mass) : 29.5 t for the dominant shrubs of juniper, 7.3 t for wild olive (*Olea europaea* var. *sylvestris*), 2.3 t for lentisk (*Pistacia lentiscus*), 0.8 t for kermes oak (*Quercus coccifera*) and 0.4 t for herbaceous species (chiefly *Urginea maritima*). The foliar phytomass represents 17% of this total. Woody organs, which are 80 % chiefly composed of small branches (diameter less than 3 cm), represent 81% of the total. The attached and standing dead wood reaches 4.5 t/ha.

KEY WORDS : Matorral - *Juniperus phoenicea* - Aboveground phytomass - Aboveground necromass - Greece - Cyclades - Naxos Island.

RÉSUMÉ

(travail original)

Dans le cadre de l'étude d'un écosystème de maquis insulaire à *Juniperus phoenicea* L. (Genévrier de Phénicie), élevé et recouvrant près de 60 % d'un terrain rocaillieux calcaire en pente, la phytomasse aérienne et la nécromasse sur pied ont fait l'objet d'une analyse quantitative. La phytomasse aérienne s'élève à 40,2 t/ha (masse de matière sèche) : 29,5 t pour la strate dominante des genévriers, 7,3 t d'oléastres (*Olea europaea* var. *sylvestris*), 2,3 t de lentisques (*Pistacia lentiscus*), 0,8 t de chênes kermès (*Quercus coccifera*), et 0,4 t pour la strate herbacée (*Urginea maritima* essentiellement). La phytomasse foliaire de l'écosystème représente 17 % du total. Les organes ligneux, surtout composés de rameaux et branches de moins de 3 cm de diamètre, en représentent 81 %. La nécromasse ligneuse sur pied est estimée à 4,5 t/ha.

MOTS CLÉS : Maquis - *Juniperus phoenicea* - Phytomasse aérienne - Nécromasse aérienne - Grèce - Cyclades - Ile de Naxos.

INTRODUCTION

Dans le cadre d'une approche écosystémique des maquis grecs, nous avons étudié la phytomasse et la nécromasse épiquées d'un maquis à *Juniperus phoenicea* L. de l'île de Naxos (Cyclades).

En région méditerranéenne les maquis ou « matorrals », terme de plus en plus employé pour toutes les formations de végétaux ligneux xérophiles toujours verts ramifiés dès la base (RUIZ de la TORRE, 1955 ; SAUVAGE, 1961 ; TOMASELLI, 1972 ; QUEZEL, 1976) représentent généralement des stades régressifs (QUEZEL, 1979) ou progressifs (TOMASELLI, 1976, 1977) des écosystèmes forestiers sclérophylles.

La convergence des formations végétales sous climat méditerranéen (MOONEY & DUNN, 1970) fait que les maquis du pourtour de la Méditerranée (synonymes : « monte bajo » en Espagne ; « macchia » en Italie ; « choresh » en Israël) sont apparentés aux « chaparrals » californiens, « mallee » australiens, « fynbos » sud-africains (SCHIMPER, 1903, cité par SPECHT, 1969a), et « matorrals » chiliens.

En Grèce, ces formations sclérophylles à lentisque, arbousier, olivier sauvage, chêne kermès, genévrier et autres espèces occupent 20 % du territoire (SIAFACA *et al.*, 1980 ; NAKOS, 1983). On les rencontre sur toutes les îles de la mer Egée, la Crète et les îles Ioniennes, et sur le continent dans l'étage thermo-méditerranéen jusqu'à 800 m d'altitude. Leur distribution précise dépend de l'import-

* Manuscrit reçu le 15 novembre 1989, version révisée acceptée pour publication le 24 mai 1991.

tance du froid hivernal (MITRAKOS, 1982). La dégradation continue des forêts conduit les maquis, à défaut d'avoir un rôle économique direct, à jouer un rôle primordial dans la protection des sols contre l'érosion et dans la régulation du régime des eaux.

Certains maquis denses et élevés sont considérés comme climaciques ou sub-climaciques (EHRIG, 1973 ; QUEZEL, 1976 ; TOMASELLI, 1976, 1981), et ce surtout dans les marges bioclimatiques extrêmes de la région méditerranéenne, en ambiance aride (QUEZEL, 1979), où ils sont des remparts à la désertification.

En raison de leur hétérogénéité structurale, ces écosystèmes ont été peu étudiés d'un point de vue quantitatif (LAMOTTE & BLANDIN, 1989). Pour la première fois en Grèce, l'évaluation détaillée de la biomasse végétale (ou phytomasse) et de la matière organique morte (ou nécromasse, selon KESTEMONT, 1971) d'un maquis est tentée dans le présent travail. Ce maquis, dominé par *Juniperus phoenicea* L., est situé dans l'île de Naxos, la plus grande des Cyclades (MATSAKIS *et al.*, 1992).

La nécromasse totale de l'écosystème comprend : les organes morts sur pied, la litière et le bois mort au niveau du sol, et enfin l'humus, produit de la décomposition de la litière. La nécromasse sur pied, présentée ici, se compose du bois mort porté par les individus vivants (« attached dead », ANDERSON, 1970) et des individus complètement morts.

La structure et la phytomasse racinaires de ce maquis sont étudiées dans un autre article (TSIOLIS, 1992). Ces publications viennent s'ajouter à celles concernant la production de litière et la litière au sol (TSIOLIS, 1989). La productivité primaire et la biogéochimie feront l'objet de publications ultérieures.

SITE D'ÉTUDE

Le maquis étudié se trouve dans la partie orientale de l'île de Naxos, à 6 km du village maritime de Moutsouna. Il occupe un versant orienté à l'est, à pente relativement forte (25 à 30 %), à 1,8 km du littoral. Il fait partie d'un ensemble typique d'écosystèmes rencontrés sous climat semi-aride en Grèce, et particulièrement dans les Cyclades : la phrygana (végétation basse buissonnante), l'olivieraie et le maquis. Dans ces milieux, les chèvres jouent un rôle important.

Une présentation détaillée des conditions stationnelles a été publiée par MATSAKIS *et al.* (1992) ; nous reprenons ici les éléments les plus marquants. La station, caractérisée par un climat méditerranéen semi-aride (*sensu* EMBERGER, 1955), est située dans l'étage bioclimatique xérot thermo-méditerranéen, avec plus de 150 jours biologiquement secs (MAVROMMATIS, 1978, d'après GAUSSEN, 1963). Les précipitations annuelles s'élèvent à 400 mm en moyenne et sont réparties d'octobre à la fin avril (TSIOLIS, 1989). Le maquis se situe dans l'étage de l'*Oleo-lentiscetum*

aegicum (HORVAT, 1962 ; KRAUSE *et al.*, 1963) qui correspond à un domaine climatique caractérisé par une faible probabilité de basses températures hivernales et ce, indépendamment de la nature de la roche mère.

Le substrat est un sol rouge méditerranéen non lessivé (à réserve calcaire) peu profond : dès 40 cm de profondeur apparaît la roche mère calcaire, non altérée. La surface est irrégulière : 30 à 50 % du sol sont recouverts de cailloux ou correspondent à la roche mère affleurante. La charge caillouteuse du profil, croissante avec la profondeur, est en moyenne de 55 %.

La présence en abondance de *Juniperus phoenicea* (génévrier rouge ou genévrier de Phénicie), permet de qualifier le maquis de *Juniperetum phoeniceae* ; elle semble liée à des influences maritimes, ainsi qu'à une préférence pour certains sols calcaires métamorphiques (RECHINGER et RECHINGER-MOSER, 1951 ; DEBAZAC & MAVROMMATIS, 1971), généralement fortement érodés ou squelettiques, ou encore réduits à des éboulis de pente mal fixés (QUEZEL, 1980). La distribution de *Juniperus phoenicea* en Grèce est limitée aux îles de la mer Égée, à l'Attique et l'Eubée, ainsi qu'à la partie est du Péloponnèse, jusqu'à 500 m d'altitude. Son existence dans certaines régions du nord de l'Afrique trahit un caractère particulièrement xéro- et thermophile (TALLON, 1950, 1955). Les peuplements d'allure forestière qu'il y constitue sont souvent les ultimes peuplements arborescents avant le désert (QUEZEL, 1980).

La végétation du maquis étudié est composée, à côté de l'espèce dominante *Juniperus phoenicea*, de trois autres espèces semperviventes sclérophylles principales : *Olea europaea* var. *sylvestris* (olivier sauvage ou oléastre), *Pistacia lentiscus* (lentisque), et *Quercus coccifera* (Chêne kermès) ; la strate au sol est caractérisée par *Urginea maritima* (scille officinale), abondante, et par une quinzaine d'espèces de graminées. Selon le raisonnement de DEBAZAC (1969), la végétation climacique devrait être une forêt de *J. phoenicea*, accompagné d'espèces arbustives à feuilles persistantes. Nous pouvons considérer ce maquis élevé (arbustes atteignant 4 m de hauteur) comme une formation sinon climacique au sens strict, car non assez dense (55-60 % de recouvrement), du moins comme sub-climacique, selon les conceptions de divers auteurs (EHRIG, 1973 ; QUEZEL, 1976 ; TOMASELLI, 1976, 1981). En Attique, des formations comparables sur sol calcaire sont considérées comme climaciques par DEBAZAC (1969).

L'exploitation actuelle est limitée au pâturage. Les feuilles de genévrier ne constituent qu'exceptionnellement une nourriture pour les chèvres qui consomment surtout l'oléastre. En revanche, ces dernières trouvent sous les genévriers des abris naturels tant en hiver qu'en été.

Les caractéristiques générales de la végétation ont été établies à partir de la cartographie détaillée d'une surface de 600 m² et d'un inventaire complémentaire sur 2000 m² pour estimer le degré de régénération de la population de

génévriers. *Juniperus phœnicea* est l'espèce la plus caractéristique, par son abondance et son aspect : elle se présente en petits groupes de quelques individus ou à l'état isolé, recouvrant au total 46 % du sol. La densité des génévriers (de plus de 0,5 m de hauteur) est de 554 individus/ha, répartis régulièrement autour de la hauteur moyenne : 2,75 m. Les trois quart des arbrisseaux se situent entre 2 et 3,5 m de hauteur (Fig. 1) ; leur âge va de 60 à 100 ans approximativement ; certains individus sont plus que centenaires.

Le recouvrement foliaire des génévriers est lié à leur hauteur par la relation : surface (m^2) = 4,61 hauteur (m)^{-3,30} ($r = 0,96$, $n = 58$). L'arbrisseau moyen a un recouvrement foliaire par rapport au sol de 9,4 m^2 . De jeunes individus de moins de 0,5 m de hauteur, disséminés dans le maquis (30 individus/ha), témoignent d'une certaine régénération.

L'oléastre se présente sous deux formes à partir de la même souche racinaire : un buisson épineux (0,6 m de hauteur moyenne) d'où jaillit un arbuste de 3 à 4 m de hauteur. Cet état est dû à l'action du pâturage par les caprins. Là où la chèvre peut brouter, l'olivier prend une forme buissonnante, tortueuse, impénétrable, aux multiples rameaux courts et aux feuilles petites, presque carrées. Au contraire la partie arbustive, hors d'atteinte, se compose de rameaux élancés aux feuilles oblongues, plus tendres.

On dénombre 379 oliviers sauvages à l'hectare, répartis en trois catégories selon leur physiologie : 204 individus « complets » comprenant un arbuste, une tige feuillée plus jeune et un buisson (Fig. 1), 147 composés d'un buisson et d'une tige, et 28 buissons sans tige émergente. Cette population recouvre 10 % de la surface du sol.

Le lentisque se présente en plages buissonneuses plus ou moins étendues de 0,9 m de hauteur et recouvre 10,5 % du maquis. Le Chêne kermès prend deux apparences : une forme naine buissonneuse de 0,3 m de hauteur et une forme arborée (4 arbres/ha) dont la couronne foliaire est taillée horizontalement par les chèvres à environ 1,7 m de hauteur ; son recouvrement s'élève à 1,25 %.

La somme des recouvrements spécifiques est supérieure au recouvrement global en raison des superpositions de feuillages inter-spécifiques (6 %) et intra-spécifiques (2 %).

MÉTHODES D'ESTIMATION DE LA PHYTOMASSE ET DE LA NÉCROMASSE AÉRIENNES

La phytomasse aérienne des génévriers a été établie par l'abattage de 9 individus représentatifs de toutes les classes de hauteur. La diversité structurale relativement importante entre 1,5 et 3,0 m de hauteur nous a conduit à sélectionner proportionnellement plus d'individus dans ces classes. Les caractéristiques des génévriers échantillonnés sont détaillées dans le tableau I.

Un deuxième échantillonnage de 228 branches de toutes les longueurs, portées par d'autres génévriers, a permis d'établir la relation existant entre leur phytomasse et leur longueur (méthode préconisée par WHITTAKER, 1965 et NEWBOULD, 1967).

Les arbrisseaux ont été coupés, séparés en feuilles, fruits, bois mort porté et branches de diamètre croissant (moins de 1 cm, de 1 à 3 cm, de 3 à 5 cm, de 5 à 7 cm, de 7 à 10 cm). La phytomasse végétale fraîche est pesée sur le terrain. Des échantillons appropriés (fagots, extrémités de rameaux, rondins de bois) sont rapportés au laboratoire pour la détermination du poids sec et du rapport écorce/bois (DUVIGNEAUD, 1967). On peut ainsi établir la phytomasse de matière sèche de chaque arbrisseau ou branche échantillonné. Les différentes phytomasses sont reliées à la hauteur par des relations d'allométrie du type $Y = kX^a$ (HUXLEY, 1931, 1932) (Fig. 2 et Fig. 3). Les droites obtenues par régression linéaire après une double transformation logarithmique, sont utilisées comme abaques pour l'étude des 554 génévriers du peuplement (analyse de dimensions).

L'utilisation des relations allométriques, en considérant les phytomasses comme variables dépendantes des paramètres dimensionnels, est biologiquement et mathématiquement la plus appropriée (WHITTAKER & MARKS, 1975), malgré certaines erreurs systématiques influençant les résultats (comme l'importance accordée aux faibles valeurs). Cela permet également une intervention réduite dans la phytocénose : une dizaine d'individus seulement, représentatifs de la variabilité du peuplement, est détruite.

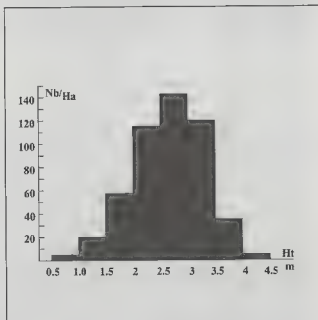


Fig. 1. Distribution de la population de *Juniperus phœnicea* en classes de hauteur supérieures à 0,5 m. Distribution of the *Juniperus phœnicea* population in high classes above 0,5 m.

La phytomasse des oléastres a été établie, selon un protocole simplifié, par la coupe d'un individu moyen représentatif, composé d'un buisson épineux de 60 cm de hauteur (0,65 m² de superficie), d'une tige feuillée de 1,6 m de hauteur (atteinte par les chèvres) et d'une partie arbutive de 3,1 m de hauteur. L'arbuste a un fût de 1,45 m de longueur dont les circonférences sont 49,7 cm à la base, 34,1 cm à sa moitié et 31,2 cm au sommet. Le mode opératoire sur le terrain a été le même que pour les genévriers. Deux buissons représentatifs de lentisque recouvrant ensemble une superficie d'environ 10 m² constituèrent les échantillons traités comme ceux des autres espèces. La phytomasse du Chêne kermès nain a été établie sur la base

TABLEAU I.- Caractéristiques des 9 individus de *Juniperus phanicea* échantillonnés. Characteristics of the 9 sampled *Juniperus phanicea*.

Hauteur maximale (m)	Diamètres frondaison (m)	Nombre de rejets	Diamètres extrêmes des rejets (cm)	Age approximatif du rejet le plus âgé (ans)
0,76	0,4 - 0,4	1	1,4	10
1,22	0,6 - 0,5	2	1,3 - 2,2	13
1,66	1,7 - 1,3	5	2,0 - 5,2	35
1,93	1,9 - 1,6	4	2,2 - 5,9	55
1,96	3,1 - 2,9	6	2,0 - 8,2	60
2,60	3,6 - 3,4	6	3,4 - 8,5	70
2,72	4,3 - 4,3	8	4,4 - 14,8	95
3,03	4,0 - 3,8	7	4,7 - 10,3	100
3,79	5,7 - 4,3	14	5,9 - 19,9	115

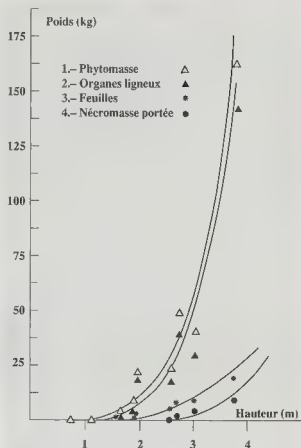


FIG. 2. Relations entre la hauteur et la phytomasse totale (1), celle des organes ligneux (2), celle des feuilles (3) et la nécromasse portée (4) chez *Juniperus phanicea*. Relationships between height and global phytomass (1), woody organs phytomass (2), foliar phytomass (3) and aboveground necromass (4) in *Juniperus phanicea*.

TABLEAU II.- Phytomasse aérienne et nécromasse portée des 9 *Juniperus phanicea* échantillonnés (en kg de matière sèche). Aboveground phytomass and necromass of the 9 sampled *Juniperus phanicea* (kg dry mass)

Hauteur (m)	0,76	1,22	1,66	1,93	1,96	2,60	2,72	3,03	3,79
Nombre de rejets	1	2	5	4	6	6	8	7	14
Diamètre des branches									
0 - 1 cm	0,036	0,128	0,807	1,737	8,708	3,413	8,428	4,521	12,920
1 - 3 cm	0,008	0,050	0,822	2,038	5,186	5,689	11,330	8,968	23,195
3 - 5 cm	-	-	0,655	0,601	2,759	1,919	8,844	4,243	18,374
5 - 7 cm	-	-	-	-	0,405	0,998	2,990	4,226	24,250
7 - 10 cm	-	-	-	-	-	3,562	-	3,665	23,443
Souche	-	-	-	-	1,872	2,016	8 625	4,355	38,642
Organes ligneux totaux	0,044	0,178	2,284	4,376	18,930	17,597	40,217	29,978	140,824
Feuilles	0,062	0,174	1,495	4,190	3,087	5,908	8,690	9,824	20,123
Phytomasse aérienne totale	0,106	0,352	3,779	8,566	22,017	23,505	48,907	39,802	160,947
Nécromasse portée	0,001	0,003	0,034	0,085	0,674	2,195	3,136	2,967	10,153

des résultats obtenus dans un phrygana voisin du maquis (TSIURLIS, 1990, 1992) et celle des arbres, très peu nombreux, par une estimation empirique.

Tous les résultats sont exprimés en masse de matière sèche.

RÉSULTATS

PHYTOMASSE AÉRIENNE

Phytomasse des genévriers

La répartition de la phytomasse aérienne des 9 arbrisseaux échantillonnés est présentée dans le tableau II et la figure 2. La phytomasse (feuilles et organes ligneux vivants) varie de quelques dizaines de grammes pour le plus petit échantillon à plus de 160 kg pour l'arbrisseau le plus imposant. Les deux genévriers proches de la hauteur moyenne ont des phytomasses de l'ordre de 23 et de 49 kg.

L'importance de la nappe foliaire montre une tendance à diminuer avec l'accroissement en hauteur de l'arbrisseau, passant de 58 à 12 %. Le pourcentage d'écorce diminue avec l'augmentation du diamètre des branches : de 20 à 27 % pour les branches de 1 à 3 cm de diamètre, à 13 % pour celles de 5 à 7 cm et ce, indifféremment de l'arbrisseau (TAB. VI).

Les rameaux fins et les branches de 1 à 3 cm de diamètre constituent la plus grande partie de la phytomasse ligneuse et ce même pour les genévriers âgés (sauf le plus âgé). Ceci traduit bien le caractère impénétrable de ces arbrisseaux aux nombreuses ramifications.

A partir des données fournies par les 9 genévriers échantillonnés, on a calculé les équations de régression de la phytomasse totale aérienne (feuilles et tissus ligneux) en fonction de la hauteur, de même que pour les phytomasses foliaires et ligneuses considérées séparément (TAB. III). La phytomasse des baies, ne suivant aucune tendance codifiable, n'est pas reprise dans les calculs.

Les droites obtenues, du type : $\log(\text{phytomasse, kg}) = a \log(\text{hauteur, m}) + b$, sont représentées figure 3. L'échantillonnage, sans être fort important, se révèle suffisant : les données sont convenablement réparties et les corrélations obtenues sont significatives à plus de 95 %.

Les résultats de l'échantillonnage des branches sont donnés dans le tableau IV. Les différentes abaques (phytomasse en fonction de la longueur) calculées sont très fiables, le nombre d'échantillons étant élevé et les coefficients de corrélation remarquablement satisfaisants (TAB. V). La phytomasse des branches moyennes des classes de longueur varie de 16 g pour une longueur de 38 cm à près de 4 kg pour une longueur de 293 cm. Les phytomasses foliaires correspondantes en représentent respectivement 67 et 23 %. Le menu bois (diamètre inférieur à 3 cm) constitue l'essentiel de la phytomasse ligneuse : le total jusqu'à 1,5 m de longueur (dans ce cas le bois fin de moins de 1 cm de diamètre participe de 45 à 100 %) et au moins 36 % pour les branches les plus longues.

La phytomasse de la population des genévriers est établie à partir des abaques calculées, en tenant compte de la répartition des fréquences des points médians des classes de hauteur. La phytomasse des feuilles et organes ligneux vaut 28,7 t/ha. Les arbrisseaux de 2,5 à 3,5 m de hauteur, qui forment plus de la moitié de la population, participent pour deux tiers à la phytomasse. Les genévriers de plus de 3,5 m de hauteur, qui sont les plus âgés et ne représentent que 8 % de l'effectif total, constituent néanmoins le quart de cette phytomasse. La masse de baies, à l'échelle de la population, a été considérée comme proportionnelle à leur participation pondérale au sein des 9 arbrisseaux pris comme un ensemble. Ainsi calculée, la phytomasse des baies est de 0,8 t/ha. La production annuelle d'inflorescences et de cônes s'élève à 0,05 t/ha (TSIURLIS, 1989, 1990).

Au total, la phytomasse aérienne de la population de genévriers s'élève à 29,5 t/ha : 5,2 t de feuilles, soit 17,5 % du total pour un indice foliaire de 0,8 ha/ha (1,7 m²/m² sous genévrier), 23,5 t d'organes ligneux (80 % du total) et 0,8 t d'organes reproducteurs, soit 2,5 % (TAB. X).

TAB. III. — Paramètre des équations linéaires [$\log(\text{masse, kg}) = a \log(\text{hauteur, m}) + b$] établies chez *Juniperus phoenicea*, et coefficients de corrélation correspondants ($n = 9$). Parameters of linear equations [$\log(\text{mass, kg}) = a \log(\text{hauteur, m}) + b$] calculated for *Juniperus phoenicea*, and corresponding correlation coefficients ($n = 9$)

Nature de la régression	a	b	r
Phytomasse aérienne/hauteur	4,729	-0,484	0,975
Phytomasse foliaire/hauteur	3,811	-0,763	0,977
Phytomasse ligneuse/hauteur	5,206	-0,808	0,973
Nécromasse portée/hauteur	6,452	-2,575	0,968
Matière organique aérienne totale/hauteur	4,779	-0,482	0,976

TAB. IV. — Phytomasse de branches de *Juniperus phoenicea* ($n = 228$) par classes de longueur. Phytomass (g) of *Juniperus phoenicea* branches ($n = 228$) according to length classes

Longueur (cm)	0-49	50-99	100-149	150-199	200-249	250-300
Nombre	63	61	51	21	20	12
Longueur moyenne	38,4	75,5	126,6	188,4	225,8	293,3
Diamètre						
0 - 1 cm	5,3	29,5	75,7	290,5	376,4	639,4
1 - 3 cm	-	8,0	94,0	373,0	489,7	807,0
3 - 5 cm	-	-	-	173,1	436,4	981,6
5 - 7 cm	-	-	-	-	72,4	659,2
Organes ligneux totaux	5,3	37,5	169,7	836,6	1374,9	3087,2
Feuilles	10,7	45,9	127,3	341,0	589,8	907,7
Phytomasse totale	16,0	83,4	297,0	1177,6	1964,7	3994,9
Nécromasse portée	0,1	0,5	9,6	72,8	95,6	262,3

La répartition pondérale des différentes catégories de diamètre des branches montre la prépondérance du menu bois ($\phi < 3$ cm) et du bois fin ($\phi 0-1$ cm) : 47 % du total (TAB. IV).

Phytomasse des autres espèces

La phytomasse aérienne de l'oléastre moyen est de 32,0 kg qui se répartissent en 2,8 kg de feuilles (9 % du total) et 29,3 % d'organes ligneux vivants (91 %). La partie arbustive représente 85 % de la phytomasse, la tige 7 % et la partie buissonnante 8 % (TAB. VII). Le buisson est

composé uniquement de branches de diamètre inférieur à 3 cm dont plus de la moitié sont des rameaux fins à diamètre compris entre 0 et 1 cm. Cette structure résulte de l'influence du pâturage par les chèvres.

La phytomasse sur pied des oléastres à l'hectare (379 individus), évaluée sur la base de leur classement par catégorie de structure est de 7,3 t/ha, dont 6,5 t (89 %) pour les individus comportant les trois composants caractéristiques. La phytomasse foliaire s'élève à 0,7 t/ha et celle des organes ligneux à 6,6 t/ha (91 % du total).

Les résultats relatifs au lentisque, rapportés au m² de recouvrement, sont présentés dans le tableau VIII. La phytomasse totale aérienne, qui correspond pour l'essentiel à du menu bois (moins de 3 cm de diamètre), est de 2,15 kg/m². Les feuilles ont un poids de 0,39 kg/m² (18 % du total). En tenant compte du recouvrement (10,5 %), la phytomasse aérienne sur pied à l'hectare s'élève à 2,3 t dont 0,4 t/ha de feuilles et 1,9 t/ha (82 %) d'organes ligneux vivants.

La phytomasse du Chêne kermès nain, par m² de recouvrement, est de 0,33 kg de feuilles et 2,03 kg d'organes ligneux. Tenant compte du recouvrement, ceci conduit à une phytomasse aérienne de 0,23 t/ha, dont 0,20 t/ha d'organes ligneux. La phytomasse des arbres est estimée empiriquement à 0,50 t/ha. La phytomasse aérienne totale de chêne kermès s'élève donc à 0,75 t/ha, dont 0,09 t/ha de feuilles (12 %), 0,04 t/ha d'organes de reproduction (5 %) et 0,62 t/ha (83 %) de tissus ligneux.

Phytomasse de la strate herbacée

La densité et la phytomasse aérienne des feuilles d'*Urginea maritima* sont mesurées au cours d'un cycle annuel par des relevés mensuels sur 4 carrés de 4 m². Au maximum de leur développement, en mars-avril, les feuilles représentent 0,19 t/ha (TAB. IX). Il s'y ajoute une phytomasse aérienne de 0,05 t/ha en octobre, à la fin du cycle végétatif, correspondant à 6 kg de graines, 3 kg d'inflorescences et 45 kg de tiges. La phytomasse des grami-

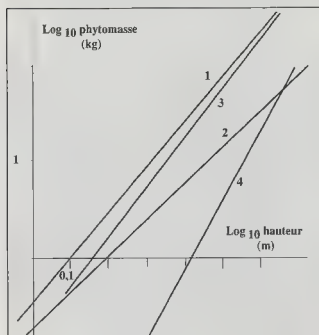


FIG. 4.— Droites de régression représentant les relations allométriques entre la hauteur, la phytomasse, ses composants et la nécromasse portée chez *Juniperus phœnicea*. Relationships between height, phytomass, its components and aboveground necromass in *Juniperus phœnicea*. 1, 2, 3, 4 : voir figure 2.

TABEAU V.— Paramètres des équations linéaires $\log (\text{masse}, g) = a \log (\text{longueur}, \text{cm}) + b$ établies pour les branches de *Juniperus phœnicea*, et coefficients de corrélation correspondants ($n = 228$). Parameters of linear equations $\log (\text{mass}, g) = a \log (\text{longueur}, \text{cm}) + b$ calculated for *Juniperus phœnicea* branches, and corresponding correlation coefficients ($n = 228$)

Nature de la régression	a	b	r (coefficient de corrélation)
Phytomasse aérienne/longueur	2,749	-3,206	0,998
Phytomasse foliaire/longueur	2,214	-2,496	0,999
Phytomasse ligneuse/longueur	3,176	-4,355	0,999
Nécromasse portée/longueur	4,116	-7,695	0,990
Matière organique aérienne Totale/longueur	2,778	-3,256	0,998

TABEAU VI.— Pourcentages de l'écorce des branches et des parties ligneuses dans la phytomasse de la population de *Juniperus phœnicea*. Percentage of the bark of branches and of wooden parts in the phytomass of the population of *Juniperus phœnicea*

Diamètre des Branches	% Écorce	% Phytomasse
0 - 1 cm	-	16,8
1 - 3 cm	22,8 ± 2,8	30,4
3 - 5 cm	18,0 ± 1,1	13,0
5 - 7 cm	13,2 ± 0,5	11,0
7 - 10 cm	12,1 ± 0,9	28,8

TABLEAU VII.- Phytomasse aérienne d'*Olea europaea* var. *sylvestris* dans le maquis de l'île de Naxos
Aboveground phytomass of *Olea europaea* var. *sylvestris* in the Naxos Island maquis

Diamètre des branches	KG/INDIVIDU MOYEN				KG/HA			
	Arbuste	Tige	Buisson	Total	Individus complets**	Tige et buisson	Buissons	Total
0 - 1 cm	5,593	0,411	1,322	7,326	1494,5	254,8	37,0	1786,3
1 - 3 cm								
écorce	1,550	0,218	0,182	-	397,8	58,8	5,1	-
bois	3,145	0,442	0,590	-	852,1	151,7	16,5	-
sous-total	4,695	0,660	0,772	6,127	1249,9	210,5	21,6	1482,0
3 - 5 cm								
écorce	0,482	0,253	-	-	149,9	37,2	-	-
bois	1,474	0,772	-	-	458,2	113,5	-	-
sous-total	1,956	1,025	-	2,981	608,1	150,7	-	758,8
3 - 5 cm								
écorce	0,156	-	-	-	31,8	-	-	-
bois	0,781	-	-	-	159,3	-	-	-
sous-total	0,937	-	-	0,937	191,1	-	-	191,1
Fût								
écorce	1,742	-	-	-	355,4	-	-	-
bois	10,115	-	-	-	2063,5	-	-	-
sous-total	11,857	-	-	11,857	2418,9	-	-	2418,9
Organes ligneux totaux	25,038	2,096	2,094	29,228	5962,5	616,0	58,6	6637,1
Feuilles	2,250	0,167	0,368	2,785	568,1	78,6	10,3	657,0
Phytomasse aérienne totale	27,288	2,263	2,472	32,023	6530,6	694,6	68,9	7294,1
Nécromasse portée	2,445	1,222	1,586	5,253	1071,6	412,8	44,4	1528,8

** composés d'un arbuste, d'une tige et d'un buisson

nées, mesurée dans un enclos à l'abri du pâturage, s'élève à 0,13 t/ha en mai, au maximum de leur développement. Au total, la phytomasse aérienne totale de la strate herbacée peut être estimée à 0,4 t/ha environ.

Phytomasse aérienne totale

L'ensemble des résultats est réuni dans le tableau X. La phytomasse sur pied du maquis à *Juniperus phoenicea* s'élève à 40,2 t/ha (masse de la matière sèche). Elle se répartit en 29,5 t de genévriers, 7,3 t d'oliviers sauvages, 2,3 t de lentisques, 0,8 t de chênes kermès et 0,4 t pour la strate herbacée.

Les genévriers, largement dominants, constituent 73 % du total et les oléastres 18 %. Les autres espèces ont une importance moindre : 6 % pour les lentisques, 2 % pour les chênes kermès et 1 % pour la strate herbacée.

La phytomasse foliaire de l'écosystème s'élève à 6,8 t/ha soit 17 % du total aérien. Les organes ligneux, toutes espèces confondues, composés surtout de rameaux et de menu bois, ont une phytomasse de 32,5 t/ha (81 %). Les organes reproducteurs des arbrisseaux ne participent que pour 2 % au total (0,9 t/ha).

Nécromasse

Le bois mort porté augmente avec le vieillissement des genévriers : il représente l'équivalent de 1 à 7 % de la phytomasse (Tab. II). Le bois mort porté de la population de genévriers est évalué à 1,77 t/ha (soit 6 % par rapport à la phytomasse) à l'aide de l'abaque bois mort porté/hauteur (Tab. III). Le bois des quelques genévriers morts est estimé à 0,30 t/ha. La nécromasse sur pied totale des genévriers est donc de 2,07 t/ha.

La répartition du bois mort porté par l'oléastre moyen échantillonné est une conséquence directe du pâturage par les caprins : Sa proportion augmente sensiblement en se rapprochant du sol : 9 % par rapport à la phytomasse dans la partie arbustive, 54 % dans la tige et 64 % dans le buisson. Au total, le bois mort porté par la population d'oléastre est important : 1,53 t/ha, soit 21 % par rapport à la phytomasse aérienne. Le poids des individus morts debout est estimé à 0,38 t/ha. La nécromasse sur pied totale des oléastres s'élève donc à 1,91 t/ha.

Le bois mort porté par les lentisques s'élève à 0,41 t/ha et représente 18 % par rapport à la phytomasse. Il n'y a pas de buissons totalement morts. En ce qui concerne le

TABLEAU VIII. — Phytomasse aérienne de *Pistacia lentiscus* dans le maquis de l'île de Naxos. *Aboveground phytomass of Pistacia lentiscus in the Naxos Island matorral.*

Diamètre des branches	g / m ²	kg / ha
0 - 1 cm	372	391
1 - 3 cm	-	-
écorce	296	-
bois	743	-
sous-total	1039	1091
3 - 5 cm	-	-
écorce	59	-
bois	293	-
sous-total	352	370
Total ligneux	1763	1851
Feuilles	388	408
Phytomasse	2151	2258
Nécromasse portée	389	409

TABLEAU IX. — Densité des feuilles et phytomasse aérienne d'*Urginea maritima* dans le maquis de l'île de Naxos. *Leaves number and aboveground phytomass of Urginea maritima in the Naxos Island matorral.*

Feuilles/ha	Densité aérienne	Phytomasse aérienne kg/ha	% feuilles saines
Novembre	1,1	54	-
Décembre	8,4	65	-
Janvier	9,5	150	39
Février	10,8	170	22
Mars	12,3	194	7
Avril	idem	idem	-

Chêne kermès, la transposition des résultats obtenus dans le phrygana voisin pour les buissons (TSIORLIS, 1985, 1990) et l'estimation empirique de la nécromasse des arbres morts conduisent à une valeur de la nécromasse sur pied totale de 0,1 t/ha (80 % portée et 20 % debout).

En faisant la somme des résultats concernant la litière et le bois mort au sol (TSIORLIS, 1989, 1990) et de la masse du bois mort sur pied (TAB. X), la nécromasse totale correspondant aux genévriers est de 12,00 t/ha, aux oléastres de 2,41 t/ha, aux lentisques de 0,97 t/ha, et aux chênes kermès de 0,19 t/ha. La nécromasse totale aérienne de l'écosystème maquis s'élève ainsi à 15,6 t/ha, dont les deux tiers (9,9 t/ha) sont constitués par la litière, d'une épaisseur moyenne de 2 cm. L'importance de la masse de bois mort sur pied (4,5 t/ha) démontre une certaine tendance à l'accumulation de matière organique morte sur les arbrisseaux, au détriment de son recyclage par retombée au sol, où la litière ne contient que 1,1 t/ha de bois mort.

DISCUSSION

Le tableau XI réunit les données de la littérature concernant les phytomasses aériennes de maquis-matorals et les compare à celles concernant d'autres types de végétations méditerranéennes et du monde.

La phytomasse aérienne du maquis à *Juniperus phœnicea* (40,2 t/ha) de l'île de Naxos se situe parmi les valeurs élevées pour les formations analogues. Les garrigues françaises à chêne kermès ont des phytomasses parfois comparables, et souvent plus importantes que celles des végétations buissonnantes basses auxquelles certains auteurs les apparentent.

TABLEAU X. — Phytomasse et nécromasse épigées (t/ha, matière sèche) du maquis de l'île de Naxos. *Aboveground phytomass and necromass (t/ha, dry matter) of Naxos Island matorral*

	PHYTOMASSE				NÉCROMASSE				
	Feuilles	Fruits	Organes ligneux	Phytomasse totale	Portée	Morte debout	Litières au sol	Bois mort au sol	Nécromasse totale
Strate dominante									
<i>Juniperus phœnicea</i>	5,22	0,82	23,46	29,50	1,77	0,30	9,26	0,67	12,00
Autres espèces									
<i>Olea e. var. sylvestris</i>	0,66	0,00	6,64	7,30	1,53	0,38	0,15	0,35	2,41
<i>Pistacia lentiscus</i>	0,41	0,02	1,85	2,28	0,41	0,00	0,49	0,07	0,97
<i>Quercus coccifera</i>	0,09	0,04	0,62	0,75	0,08	0,02	0,04	0,05	0,19
sous-total	1,16	0,06	9,11	10,33	2,02	0,40	0,68	0,47	3,47
Strate au sol	0,37	-	-	0,37	-	-	-	-	-
Phytocénose	6,75	0,88	32,57	40,20	3,79	0,70	9,94	1,14	15,57

Les chaparrals californiens, qui sont les écosystèmes les mieux étudiés à ce jour, ont une phytomasse moyenne inférieure dans le cas des chaparrals à « chamises » (*Adenostoma fasciculatum*) : 25,7 t/ha, ou supérieure pour les chaparrals à *Ceanothus megacarpus* : 51,5 t/ha. Les données concernant les autres continents sont plus rares : les matorrals chiliens et mallees australiens ont des phytomasses comparables ou légèrement inférieures au maquis de Naxos ; la phytomasse des fynbos d'Afrique du Sud varie fortement en fonction de l'âge, dépassant celle du maquis de Naxos pour les stades âgés.

La phytomasse aérienne moyenne de tous ces maquis-matorrals s'élève à 37 t/ha.

La participation foliaire du maquis étudié est de 17 %, valeur tout à fait comparable à celles mesurées dans les garrigues (17 %), les chaparrals à chamises (17-18 %) et les mallees australiens (16 %). Les autres chaparrals, dont la phytomasse est plus élevée, ont une participation foliaire moindre (10 %). Dans les matorrals bas, cette participation est variable mais vaut en général entre 15 et 20 %. Dans les forêts méditerranéennes, bien qu'inférieure, le rapport feuilles/phytomasse reste important (de 3 à 8 %), alors que dans la plupart des écosystèmes forestiers tempérés, il n'est que de 1 à 7 % (RODIN & BAZILEVITCH, 1967).

Le bois mort sur pied du maquis de l'île de Naxos qui représente un poids équivalent à 11 % de la phytomasse aérienne (soit 14 % par rapport aux organes ligneux), est essentiellement due à une mortalité de branches accumulées sur les arbrisseaux : il existe des nécromasses sur pied bien plus élevées (jusqu'à 44 %) relevées dans les chaparrals, où elles correspondent soit essentiellement à des individus morts (SPECHT, 1969b), soit aux branches mortes portées (SCHLESINGER & GILL, 1980).

La litière du maquis de l'île de Naxos représente une nécromasse du même ordre que la valeur moyenne de 11,9 t/ha calculée pour 7 écosystèmes méditerranéens (coastal sages, chaparrals, mallees) par GRAY & SCHLESINGER (1981). Cependant, nous relevons également des valeurs beaucoup plus élevées : de 37 à 53 t/ha (chaparral, KITTREDGE, 1955 ; fynbos, VAN WILGEN, 1982). L'accumulation importante des litières est due à des rythmes de décomposition lents (JENNY *et al.*, 1949 ; RODIN & BAZILEVITCH, 1967 ; YELDING, 1977 ; SCHLESINGER & HASEY, 1981 ; TSIOLIS, 1989).

GRAY & SCHLESINGER (1981) considèrent que la plupart des formations sclérophylles de type méditerranéen atteignent leur maturité assez rapidement, en quelques dizaines d'années, bien que la longévité des arbrisseaux puisse être beaucoup plus grande. Les chaparrals, par exemple, dont le développement est étroitement lié au passage périodique de feux, ont une productivité croissante pendant une cinquantaine d'années, après quoi elle diminue (HANES, 1971). De même, en l'absence d'incendie, les

TABLEAU XI. — Phytomasses aériennes de divers écosystèmes de type méditerranéen et d'autres régions
Aboveground phytomass of various Mediterranean type ecosystems and of ecosystems from other areas

VÉGÉTATION, LOCALISATION (reference)	
Maquis, île de Naxos (Grèce) (étude présente)	40,2
Garrigue, France (SPECHT, 1969 b ; LOSSAINT & RAPP (1971).)	23,5 - 30,9 - 49,7 34,7 ± 13,5
Chaparral, Californie à <i>Adenostoma fasciculatum</i> (SAMPSON, 1944 ; SPECHT, 1969b ; MOONEY <i>et al.</i> , 1977 ; DE BANO & CONRAD, 1978 ; RUNDEL & PARSONS, 1979-80).	31,5 - 31,0 - 27,3 23,1 - 20,1 - 21,3
Moyenne	25,7 ± 4,9
à <i>Ceanothus megacarpus</i> (SCHLESINGER & GILL, 1980 ; GRAY, 1982).	32,6 - 44,6 - 58,4 52,8 - 55,1 - 65,6
Moyenne	51,5 ± 11,6
Matorral, Chili (MOONEY <i>et al.</i> , 1977)	28,4
Mallee, Australie (SPECHT & RAYSON, 1958 ; MAGGS & PEARSON, 1977).	27,2 - 45,2
Moyenne	36,2 ± 12,7
Fynbos, Afrique du Sud (KRUGER, 1977 ; RUTHERFORD, 1978 ; VAN WILGEN, 1982).	13 - 26 51 - 76
Moyenne	41,5 ± 27,9
Moyenne des 7 types de formations végétales buissonnantes hautes	36,9 ± 8,6
Végétations buissonnantes basses méditerranéennes - Phrygane, île de Naxos (TSIOLIS, 1985, 1990)	7,9
- Moyenne (TSIOLIS, 1990)*	10,3 ± 2,1
Forêts sempervirentes méditerranéennes (TSIOLIS, 1990)**	187,0 ± 54,8
Forêts tempérées de conifères	350
Forêts tempérées caducifoliées	300
Savanes	40
Toundra	6
Déserts et semi-déserts buissonnants (WHITTAKER & LIKENS, 1975)	7

* d'après : TSIOLIS, 1985, 1990 ; MARGARIS, 1976 ; DIAMANTOPOULOS, 1983 ; MERINO & VICENTE, 1981 ; MOONEY *et al.*, 1977 ; GRAY, 1982 ; SPECHT, 1969b ; MILLER, 1982.

** d'après : TSIOLIS 1990 ; LOSSAINT & RAPP, 1978 ; ESCABÉ *et al.*, 1984 ; RAPP, 1974 ; CABANETTES & RAPP, 1978 ; CABANETTES, 1979.

fynbos présentent des symptômes de dégénérescence entre 30 et 70 ans (MILLER, 1982). En région méditerranéenne, si certains matorrals denses et élevés sont considérés comme climaciques ou sub-climaciques (EHRLIG, 1973 ; QUEZEL, 1976 ; TOMASELLI, 1976, 1981), les maquis représentent en majorité une étape dans une série dynamique, selon le cas progressive ou régressive, reliant formations buissonnantes basses et forêts méditerranéennes sempervirentes.

rentes. Celles-ci ont une phytomasse aérienne moyenne de près de 200 t/ha, alors que les premières ont une phytomasse aérienne de l'ordre de 10 t/ha. Du seul point de vue de la quantité de matière organique épigée, les matorrals élevés du type de celui de l'île de Naxos sont donc encore très proches des formations buissonnantes basses.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée à l'aide d'une bourse de recherches octroyée à l'auteur par le Département Environnement de la C.E.E. et s'insère dans le cadre d'un programme de la section d'Ecologie de l'Université d'Athènes dirigé par le Professeur J. MATSAKIS et subventionné par la C.E.E. (Env. 593 -G [B] et ENV. 593-G [TT]).

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, F., 1970. - Ecological studies in a scandinavian woodland and meadow area, southern Sweden. II. - Plant biomass. Primary production and turnover of organic matter. *Bot Notiser*, 123 : 8-51.
- CABANETTES, A., 1979. - Croissance, biomasse et productivité de *Pinus pinea* L. en petite Camargue. Thèse de doctorat, Montpellier : 175 p.
- CABANETTES, A., RAPP, M., 1978. - Biomasse, minéralomasse et productivité d'un écosystème à pins pignons (*Pinus pinea* L.) du littoral méditerranéen. I. - Biomasse. *Écol. Plantarum*, 13 (3) : 271-286.
- COOPER, W.S., 1922. - The broad-sclerophyll vegetation of California : an ecological study of the chaparral and its related communities. Carnegie Inst. Washington Publ., Washington D.C. : 319 p.
- DE BANO, L.F. & CONRAD, C.E., 1978. - The effect of fire on nutrients in a chaparral ecosystem. *Ecology*, 59 : 489-497.
- DEBAZAC, E.F., 1969. - La végétation de certaines stations de l'Oïléo-Ceratonion en Attique. *Biologia gallo-hellenica*, 11 (1) : 3-12.
- DEBAZAC, E.F. & MAVROMMATIS, G., 1971. - Les grandes divisions de la végétation forestière en Grèce continentale. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 118 : 429-452.
- DIAMANTOPOULOS, J., 1983. - Structure et distribution des phryganes en Grèce. Thèse de doctorat, Thessalonique : 104 p. (En grec).
- DUVIGNEAUD, P., 1967. - La productivité primaire des écosystèmes terrestres. In : LAMOTTE (M.) & BOURLIERE (F.) (éd.) : *Problèmes de productivité biologique*. Masson, Paris : 37-92.
- EHRIG, F., 1973. - Zum Problem der Macchien an Beispiel Korsikas. *Mitt. Geograph. Gesell. München*, 58 : 97-108.
- EMBERGER, L., 1955. - Une classification biogéographique des climats. *Rec. Trav. Lab. Bot. Geol.*, Montpellier, 7 : 3-43.
- ESCARRE, A., GRACIA, C., RODA, F. & TERRADAS, J., 1984a. - Ecología del bosque esclerofilo mediterráneo. Investigación y Ciencia, ed. en español de Scientific American, 95 : 69-78.
- GAUSSEN, G.H., 1963. - Carte bioclimatique de la zone méditerranéenne. Notice explicative. Unesco, Paris, 21 : 1-60.
- GRAY, J.T., 1982. - Community structure and productivity in *Ceanothus* chaparral and coastal sage scrub of Southern California. *Ecological Monographs*, 52 : 415-435.
- GRAY, J.T. & SCHLESINGER, W.H., 1981. - Nutrient cycling in mediterranean-type ecosystems. In : MILLER (P.C.) (éd.) : *Resource use by chaparral and matorral*. Ecological Studies, Springer-Verlag, Berlin, 39 : 259-285.
- HANES, T.L., 1971. - Succession after fire in the chaparral of Southern California. *Ecolog. Monogr.*, 41 : 27-52.
- HORVAT, L., 1962. - Die Vegetation sudosteuropas in klimatischem und bodenkundlichem Zusammenhang. *Mitt. Österr. Geogr. Ges.*, 104 1/II.
- HUXLEY, J.S., 1931. - Notes on differential growth. *Amer. Nat.*, 35 : 289-315.
- HUXLEY, J.S., 1932. - *Problems of relative growth*. New-York, Dial : 276 p.
- JENNY, H., GESSEL, S.P. & BINGHAM, F.T., 1949. - Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science*, 2 : 419-432.
- KESTEMONT, P., 1971. - Productivité primaire des taillis simples et concept de nécromasse. In : DUVIGNEAUD (P.) (éd.) : *Productivité des écosystèmes forestiers*. Ecologie et Conservation, Unesco, 4 : 271-279.
- KITTREDGE, J., 1955. - Litter and forest floor of the chaparral in parts of the San Dimas experimental forest, California. *Hilgardia*, 23 (13) : 563-596.
- KRAUSE, W., LUDWIG, W. & SEIDEL, F., 1963. - Zur Kenntnis der Flora und Vegetation auf serpentinitstrondorten der Balkans, 6. Vegetation Studies in der Umgebung von Mantoudi (Euböia). *Bot. Jb.*, 82 : 337-403.
- KRÜGER, F.J., 1977. - A preliminary account of aerial plant biomass in fynbos communities of the mediterranean-type climate zone of the Cape Province. *Bothalia*, 12 : 301-307.
- LAMOTTE, M. & BLANDIN, P., 1989. - Originalité et diversité des écosystèmes méditerranéens terrestres. *Biologia gallo-hellenica*, 16 : 5-34.
- LOSSAINT, P. & RAPP, M., 1971. - Répartition de la matière organique, productivité et cycle des éléments minéraux dans des écosystèmes de climat méditerranéen. In DUVIGNEAUD (P.) (éd.) : *Productivité des écosystèmes forestiers*. Ecologie et Conservation, Unesco, 4 : 597-617.
- LOSSAINT, P. & RAPP, M., 1978. - La forêt méditerranéenne de chênes verts. In : LAMOTTE (M.), BOURLIERE (F.) (éd.) : *Problèmes d'écologie. Ecosystèmes terrestres*. Masson, Paris : 129-185.
- MAGGS, J. & PEARSON, C.J., 1977a. - Minerals and dry matter in coastal scrub and grassland at Sydney, Australia. *Ecologia (Berl.)*, 31 : 227-237.
- MARGARIS, N.S., 1976. - Structure and dynamics in a phrygana (East Mediterranean) ecosystem. *Journal of Biogeography*, 3 : 249-259.
- MATSAKIS, J., TSIORLIS, G.M., KARAMAOUNA, M., LEGAKIS, A., PARASCHI, L., BLANDIN, P. & LAMOTTE, M., 1990. - Étude d'un écosystème de maquis à *Juniperus phoenicea* L. (Naxos, Cyclades, Grèce) : présentation générale. *Bull. Écol.* 23 (1-2) : 49-58.
- MAVROMMATIS, G., 1978. - Carte des étages bioclimatiques de la Grèce (1/1.000.000). Minist. Agric. Inst. Rech. Forestière d'Athènes. Sect. Écol. Forest. Athens.
- MERINO, J. & MARTIN VICENTE, A., 1981. - Biomass, productivity and succession in the scrub of the Donana biological reserve in southwest Spain. In : MARGARIS (N.S.) & MOONEY (H.A.) (eds.) : *Tasks for vegetation. Science*, 4 : 197-203.
- MILLER, P.C., 1982. - Some bioclimatic and pedologic influences on the vegetation in the Mediterranean type region of South Africa. *Écol. Médit.*, 8 (1/2) : 143-156.
- MITRAKOS, K., 1982. - Winter low temperatures in mediterranean-

- type ecosystems. *Ecol. Medit.*, 8 (1/2) : 95-102.
- MOONEY, H.A. & DUNN, E.L., 1970. — Convergent evolution of mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution*, 24 : 292-303.
- MOONEY, H.A., KUMMEROW, J., JOHNSON, A.W., PARSONS, D.J., KEELEY, S., HOFFMANN, A., HAYS, R.L., GILBERTO, J. & CHU, C., 1977. — The producers - their resources and adaptive responses. In : MOONEY (H.A.) (ed.) : *Convergent evolution in Chile and California Mediterranean climate ecosystems* Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pennsylvania : 85-143.
- NAKOS, G., 1983. — *Major land districts of Greece : characteristics and suitability for industrial plantations*. Food and agriculture organization of the United Nations. Working document n° 10. FO., DP/GRE/78/003.
- NEWBOULD, P.J., 1967. — *Methods for estimating the primary production of forests*. Oxford and Edinburgh, Blackwell. Int. Biol. Progr. handbook, n° 2 : 62 p.
- QUEZEL, P., 1976. — Les forêts du pourtour méditerranéen. In : Forêts et maquis méditerranéens. MAB, Technical Notes, 2, Unesco : 9-32.
- QUEZEL, P., 1979. — « Matorrals » méditerranéens et « Chaparrals » californiens. Quelques aspects comparatifs de leur dynamique, de leurs structures et de leur signification écologique. *Ann. Sci. forest.*, 36 (1) : 1-12.
- QUEZEL, P., 1980. — Biogéographie et écologie des Conifères sur le pourtour méditerranéen. In : PESSON, P. (éd.) : *Actualités d'écologie forestière*. Gauthier-Villars, Paris : 205-255.
- RAPP, M., 1974. — Le cycle biogéochimique dans un bois de pins d'Alep. In : PESSON (P.) (éd.) : *La forêt, son climat, son sol, ses arbres, sa faune*. Gauthier-Villars, Paris : 75-97.
- RECHINGER, K.H. & RECHINGER-MOSER, F., 1951. — Phytogeographia aegaea. *Denkschr. Akad. Wien math. Nat. Kl.*, 105, 2 Abt.
- RODIN, L.E. & BAZILEVITCH, N.I., 1967. — *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Oliver & Boyd, Edinburgh, 288 p.
- RUNDEL, P.W. & PARSONS, D.J., 1979. — Structural changes in chamise (*Adenostoma fasciculatum*) along a fire-induced age gradient. *J. Range Management*, 32 : 426-466.
- RUNDEL, P.W. & PARSONS, D.J., 1980. — Nutrient changes in two chaparral shrubs along a fire-induced age gradient. *Amer. J. Bot.*, 67 (1) : 51-58.
- RUIZ DE LA TORRE, J., 1955. — *El matorral en Yebala (Marruecos Español)*. Cons. Sup. Inv. C. Ess. Afr., Madrid.
- RUTHERFORD, M.C., 1978. — Primary production ecology in Southern Africa. In : WERGER (M.J.A.) (ed.) : *Biogeography and ecology of Southern Africa*. Junk, The Hague : 621-659.
- SAMPSON, A.W., 1944. — Plant succession on burned chaparral lands in northern California. *Berkeley, Calif. Agric. Exp. Stn. Bull.*, 685.
- SAUVAGE, Ch., 1961. — Recherches géobotaniques sur les sous-écosystèmes marocains. *Trav. Inst. scient. chérif. sér. Bot.*, 21 : 1-462.
- SCHLESINGER, W.H. & GILL, S.D., 1980. — Biomass, production, and changes in the availability of light, water, and nutrients during the development of pure stands of the chaparral shrub, *Ceanothus megacarpus*, after fire. *Ecology*, 61 (4) : 781-789.
- SCHLESINGER, W.H. & HASEY, M.V., 1981. — Decomposition of chaparral shrub foliage : losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. *Ecology*, 62 (3) : 762-774.
- SIAFACA, L., ADAMANDIADOU, S. & MARGARIS, N.S., 1980. — Caloric content in plants dominating maquis ecosystems in Greece. *Ecologia (Berl.)*, 44 : 276-280.
- SPECHT, R.L., 1969a. — A comparison of the sclerophyllous vegetation characteristics of Mediterranean type climates in France, California, and southern Australia. I. Structure, morphology and succession. *Aust. J. Bot.*, 17 : 277-292.
- SPECHT, R.L., 1969b. — A comparison of the sclerophyllous vegetation characteristics of Mediterranean type climates in France, California, and southern Australia. II. Dry matter energy and nutrient accumulation. *Aust. J. Bot.*, 17 : 293-308.
- SPECHT, R.L. & RAYSON, P., 1958. — Dark Island heath (Ninety-Mile Plain, South Australia) VI. Pyric succession : changes in composition, coverage, dry weight, and mineral nutrient status. *Aust. J. Bot.*, 6 : 59-88.
- TALLON, G., 1950. — Observations botaniques : décrépitude et non régénération de la junipéraie de Rièges. *Terre et Vie*, 5 : 256-264.
- TALLON, G., 1955. — Nouvelles observations au bois de Rièges. *Terre et Vie*, 9 : 225-232.
- TOMASELLI, R., 1972. — Sulla nomenclatura della vegetazione mediterranea sempreverde dal punto di vista fisiologico-strutturale ed ecologico. *Atti Ist. bot. Univ. Lab. crittogam. Pavia*, sér. 6, 7 : 3-8.
- TOMASELLI, R., 1976. — La dégradation du maquis méditerranéen. In : Forêts et maquis méditerranéens. MAB Technical Notes, 2, Unesco : 35-76.
- TOMASELLI, R., 1977. — The degradation of the Mediterranean maquis. *Ambio*, 6 (6) : 356-362.
- TOMASELLI, R., 1981. — Main physiognomic types and geographic distribution of shrub systems related to Mediterranean climates. In : DI CASTRI (F.), GOODALL (D.W.), SPECHT (R.L.) (eds) : *Mediterranean Type Shrublands*. Ecosystems of the World, Elsevier, Amsterdam, 11 : 95-106.
- TSIOLIS, G.M., 1985. — Phytomasse d'un phrygane insulaire. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 29 (6) : 121-124.
- TSIOLIS, G.M., 1989. — Production de litière et litière au sol des principales espèces végétales d'un maquis à *Juniperus phoenicea* (Naxos, Cyclades). *Biologia gallo-hellénica*, 16 : 53-66.
- TSIOLIS, G.M., 1990. — Phytomasse, productivité primaire et biogéochimie des écosystèmes méditerranéens phrygane et maquis (île de Naxos, Grèce). Thèse de doctorat. Université Libre de Bruxelles : 170 p.
- TSIOLIS, G.M., 1992. — Etude d'un écosystème de maquis à *Juniperus phoenicea* L. (Naxos, Cyclades, Grèce) : structure spatiale et phytomasse des appareils racinaires. *Bull. Ecol.*, 23 (1-2) : 71-81.
- VAN WILGEN, B.W., 1982. — Some effects of post-fire age on the above-ground plant biomass of fynbos (macchia) vegetation in South Africa. *J. Ecol.*, 70 : 1-9.
- WHITTAKER, R.H., 1965. — Branch dimensions and estimation of branch production. *Ecology*, 46 (3) : 365-370.
- WHITTAKER, R.H. & LIKENS, G.E., 1975. — The biosphere and man. In : LIETH (H.) & WHITTAKER (R.H.) (eds.) : *Primary productivity of the biosphere*. New-York, Springer-Verlag, Ecological Studies, 14 : 305-328.
- WHITTAKER, R.H. & MARKS, P.L., 1975. — Methods of assessing terrestrial productivity. In : LIETH (H.) & WHITTAKER (R.H.) (eds.) : *Primary productivity of the biosphere*. New-York, Springer-Verlag, Ecological Studies, 14 : 55-118.
- YEILDING, L., 1977. — Decomposition in chaparral. In : MOONEY (H.A.) & CONRAD (C.E.) (eds.) : *Symposium on the environmental consequences of fire and fuel management in Mediterranean ecosystems*. USDA Forest Service, Washington DC : 419-425.

ÉTUDE D'UN ÉCOSYSTÈME DE MAQUIS À *JUNIPERUS PHŒNICEA* L. (NAXOS, CYCLADES, GRÈCE) : STRUCTURE SPATIALE ET PHYTOMASSE DES APPAREILS RACINAIRES *

Georgios M. TSIOLRILIS

University of Athens, Section of Ecology and Taxonomy, Panepistimioupolis, 157 84 Athènes (Grèce)

SUMMARY (original scientific paper)

STUDY OF A *JUNIPERUS PHŒNICEA* L. MATORRAL ECOSYSTEM (NAXOS, CYCLADES, GREECE) : SPATIAL DISTRIBUTION AND PHYTOMASS OF ROOTS.

The spatial distribution and the phytomass of the roots of a matorral ecosystem have been studied on the eastern coast of Naxos Island (Cyclades, Greece). The roots of the dominant shrub species (*Juniperus phœnicea*) have been sampled by digging the soil. For the other shrub species (*Olea europaea* var. *sylvestris*, *Pistacia lentiscus*, *Quercus coccifera*), the data have been calculated by extrapolation of populations levels of results previously obtained by sampling representative individuals in a neighbouring phrygana ecosystem. Herbaceous species (various grasses and *Urginea maritima*) have been studied by appropriate sampling.

The ecosystem stands on a sloping (25-30 %) calcareous bedrock. The red Mediterranean soil contains a large percentage of stones (55 %), its depth is about 40 cm on the average.

The horizontal extension of *J. phœnicea* roots is about two times the height of shrubs reaching some 4 m (but a few roots probably reach 6 or even 8 m). The roots are distributed vertically through the whole soil profile, but they are more abundant in the 30 first centimeters. Some of them penetrate into the bedrock along fissures. The phytomass of the sampled roots is 2 kg (dry weight) per m² of soil. Thin roots ($\phi < 2$ mm) represent 0.4 kg/m²; their length is more than 800 mm/m² of soil and their surface is about 5 m²/m² of soil. At the population's level, thin roots represent only 16 % of the total *J. phœnicea* root's phytomass, but 94 % of the total roots' length and 64 % of the roots' surface.

The estimated underground phytomass of the ecosystem is 30.3 t/ha, of which *J. phœnicea* represents 60 %, other shrubs 23 %, and herbaceous species (chiefly *U. maritima*) 17 %.

The ratio of underground to aboveground phytomass R/A was estimated for the *J. phœnicea* population (R/A = 0.61) and for the whole matorral (R/A = 0.75). The last value is close to the calculated values for Californian chaparrals and Chilean matorrals.

KEY WORDS : Matorral - *Juniperus phœnicea* - Roots - Spatial distribution - Phytomass - Greece - Cyclades - Naxos Island.

RÉSUMÉ (travail original)

La structure spatiale et la phytomasse des organes souterrains d'un maquis de la côte orientale de l'île de Naxos (Cyclades, Grèce) ont été étudiées en combinant les résultats de l'échantillonnage par excavation des racines de l'espèce dominante le genévrier de Phénice (*Juniperus phœnicea*), et l'extrapolation au maquis des données établies dans un phrygana distant de quelques centaines de mètres pour les autres espèces ligneuses : l'olivier sauvage (*Olea europaea* var. *sylvestris*), le lentisque (*Pistacia lentiscus*) et le chêne kermès (*Quercus coccifera*). Les organes souterrains des espèces de la strate herbacée (*Urginea maritima* et des graminées pour l'essentiel) ont fait l'objet d'un échantillonnage adapté. Le substrat, à pente assez forte (25 à 30 %), est constitué par un sol rouge méditerranéen peu profond (de l'ordre de 40 cm en moyenne), à forte pierrosité (55 %), reposant sur une roche mère calcaire souvent affleurante.

L'extension horizontale des racines de *J. phœnicea* atteint environ deux fois la hauteur des arbustes, soit de l'ordre de 4 m. Quelques racines pourraient atteindre 6 à 8 m de long. Les racines occupent toute la hauteur du profil, mais sont surtout abondantes dans les 30 premiers centimètres ; elles peuvent s'insinuer dans la roche mère à l'occasion de fissures et de poches de terre. Les racines des individus échantillonnés représentent une phytomasse de l'ordre de 2 kg de matière sèche par m² de sol, dont près de 0.4 kg/m² de racines fines ($\phi < 2$ mm). Ces dernières ont une longueur de plus de 800 m et une surface de l'ordre de 5 m² par m² de sol. À l'échelle de la population de *J. phœnicea*, elles représentent seulement 16 % de la phytomasse racinaire, mais 94 % de la longueur et 64 % de la surface de l'ensemble des racines.

La totalité des organes souterrains du maquis constitue une phytomasse estimée à 30.3 t/ha, dont 60 % pour les racines de *J. phœnicea*, 23 % pour les autres ligneux et 17 % pour les espèces de la strate herbacée (*U. maritima* pour l'essentiel).

Le rapport R/A de la phytomasse racinaire à la phytomasse aérienne vaut 0.61 pour la population de *J. phœnicea* et 0.75 pour l'ensemble du maquis. Cette dernière valeur est comparable à celles qui ont été établies pour des chaparrals californiens et des matorrals chiliens.

MOTS CLÉS : Maquis - *Juniperus phœnicea* - Racines - Structure spatiale - Phytomasse - Grèce - Cyclades - Île de Naxos.

INTRODUCTION

L'analyse de l'écosystème de maquis à *Juniperus phae-nicea* entreprise dans l'île de Naxos (MATSAKIS *et al.*, 1992), a tout d'abord conduit à l'estimation de la phytomasse et de la nécromasse épigées (TSIORLIS, 1992). Cependant une étude complète des producteurs primaires rend nécessaire la prise en compte des appareils racinaires, qui sont susceptibles de représenter une fraction importante de la phytomasse totale. La mise en évidence de leur distribution spatiale éclaircit la compréhension de la répartition des parties épigées et celle des conditions d'alimentation hydrique et minérale des végétaux ; en outre, elle contribue à mieux saisir certains aspects du maintien des sols.

La connaissance de la phytomasse racinaire globale, mesurée à une période déterminée du cycle saisonnier, si elle informe sur le stock endogé de matière végétale, ne donne pas d'indications directes sur la productivité primaire souterraine (BRAY, 1963 ; WILSON, 1975). En outre, la plupart des racines de diamètre important n'ayant pas de fonction absorbante, cette connaissance globale n'influence guère sur la capacité d'absorption des appareils racinaires (BÖHM, 1979). Ce sont en effet les racines fines qui en constituent les parties les plus actives, en particulier celles qui, d'un diamètre inférieur à 1 mm ou 0,5 mm selon les auteurs, forment le chevelu racinaire. Ces racines très fines, autour desquelles s'organise la rhizosphère, zone d'activité microbienne où sont mobilisés les éléments biogènes, assurent un contact prolongé avec les films d'eau en période de dessèchement, ce qui n'est pas sans importance en contexte méditerranéen, en facilitant en outre une réhumectation ultérieure (GREENLAND, 1979).

Il est donc important que toute étude des appareils racinaires analyse ceux-ci par classes de diamètre. Les résultats, rapportés au volume de sol, permettent d'établir la densité racinaire par classe. Par ailleurs, ils permettent de calculer la longueur et la surface du système racinaire. Ce sont ces deux derniers paramètres qui, appliqués aux seules racines fines, rendent le mieux compte de la capacité d'absorption de l'eau et des nutriments.

Les difficultés inhérentes à l'étude *in situ* des racines sont accrues par les particularités de bien des écosystèmes méditerranéens, installés sur des roches mères proches de la surface ou même affleurantes, et supportant des sols à forte pierrosité : la difficulté de constituer des échantillons homogènes s'ajoute à celle de réaliser les prélèvements. De fait, les informations pour les maquis sont rares : le présent travail vient apporter des éléments de comparaison avec les quelques données disponibles dans la littérature.

SITE D'ÉTUDE

Le maquis étudié se trouve dans la partie est de l'île de Naxos, à 6 km du village maritime de Moutsouna.

Il occupe un versant orienté à l'est, à pente relativement forte (25 à 30 %), à 1,8 km du littoral. Une oliveraie, puis un phrygana lui font suite, d'ouest en est, vers la côte.

Une présentation détaillée des conditions stationnelles ayant été faite par MATSAKIS *et al.* (1992) et la caractérisation quantitative des strates épigées ayant été établie par TSIORLIS (1992), ne sont rappelés ici que les traits généraux du sol. Il s'agit d'un sol rouge méditerranéen non lessivé (à réserve calcaire) peu profond : dès 40 cm de profondeur, en moyenne, apparaît la roche mère calcaire non altérée. La surface est éminemment irrégulière : 30 à 50 % du sol sont recouverts de cailloux ou par la roche mère affleurante. La charge caillouteuse du profil est en moyenne de 55 % mais elle croît avec la profondeur.

La texture limono-argileuse des 20 premiers cm évolue vers une texture argileuse au-dessus de la roche mère. La structure grumeleuse grossière de l'horizon superficiel fait place progressivement à une structure polyédrique. La cohésion est forte, à sec, dans l'horizon Bt (25-40 cm) où s'accumulent les argiles.

MÉTHODES

Les quatre espèces principales du maquis recouvrent 55-60 % du sol. Le Genévrier de Phénicie (*Juniperus phae-nicea*) est l'espèce la plus caractéristique, par son abondance et son aspect : elle se présente en petits groupes de quelques individus ou à l'état isolé ; elle recouvre 46 % du sol, avec une densité de 554 individus (de plus de 0,5 m de hauteur) à l'hectare. On dénombre 379 oliviers sauvages (*Olea europaea* var. *sylvestris*) recouvrant 10% du sol. Les buissons de lentisque (*Pistacia lentiscus*) ont un recouvrement de 10,5 % et ceux de Chêne kermès (*Quercus coccifera*) un recouvrement de seulement 1,25 %.

Une technique d'excavation à sec *in situ* a été utilisée pour l'extraction des racines de genévrier, l'espèce dominante. Les organes souterrains des autres espèces ont été estimés par extrapolation des résultats obtenus par le même procédé dans le phrygana voisin (TSIORLIS, 1985 ; TSIORLIS, 1990). En ce qui concerne la strate herbacée, les racines des graminées et les organes souterrains d'*Urginea maritima* ont été échantillonnés à l'occasion du protocole mis en œuvre pour la mesure des phytomasses aériennes (TSIORLIS, 1990 ; 1992).

La technique de grattage du sol à sec, empruntée à l'archéologie, est utilisée par de nombreux chercheurs et se base sur les concepts, déjà anciens, énoncés par WEAVER (1926). L'échantillonnage a été effectué en 1987 au printemps, période où les horizons du sol conservent encore une certaine humidité rendant ainsi l'excavation possible. Ce travail est en effet impossible en été et en automne : le sol, pierreux et à forte concentration en argile, lorsqu'il est sec, est trop compact pour qu'on puisse le dissocier sans détruire une partie importante des racines

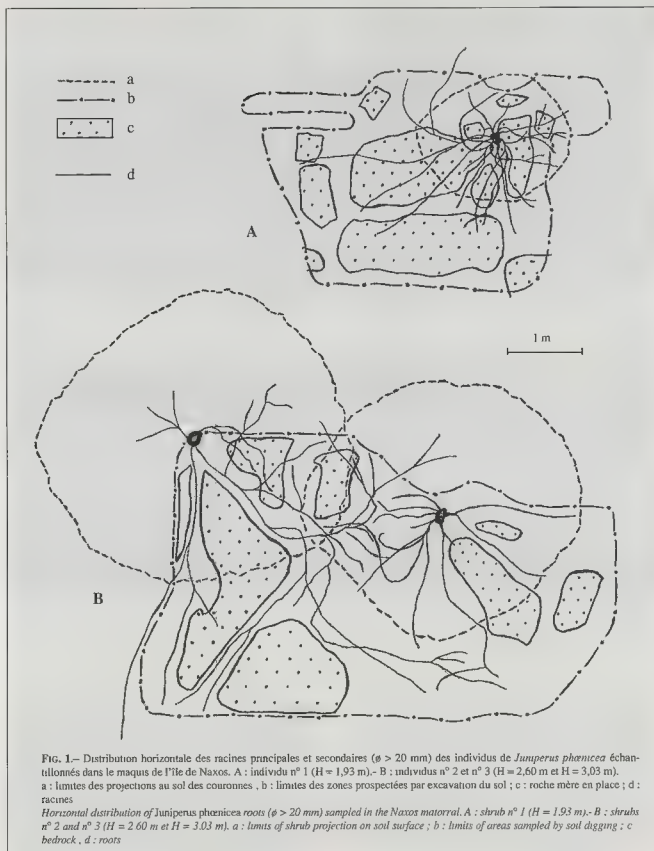


TABLEAU 1 - Phytomasse (g, matière sèche) des racines des individus de *Juniperus phoenicea* échantonnés au printemps 1987 dans le maquis de l'île de Naxos. Classes de diamètre selon BÖHM (1979).
Phytomass (g, dry weight) of the sampled Juniperus phoenicea roots in the Naxos matorral (1987, springtime) Size classes according to BÖHM (1979)

ø racines (mm)	PHYTOMASSES OBTENUES PAR PRÉLEVEMENT				EXTRAPOLATION À L'INDIVIDU			
	Excavation	Tamisaie	Flottation	Total	Correction	Résultats corrigés	g	%
< 0,5	34	9	38	81	+ 20 %	97	108	2,5
0,5 - 2	652	191	41	884	+ 10 %	972	1080	24,4
2 - 5	409	82	-	491	+ 10 %	540	600	13,6
5 - 10	448	-	-	448	+ 5 %	470	522	11,8
10 - 20	947	-	-	947	+ 5 %	994	1105	25,0
> 20	861	-	-	861	+ 5 %	904	1004	22,7
TOTAL	3351	282	79	3712		3977	4420	100,0

Individu n° 1 (H = 1,93 m). Fraction prospectée de la projection au sol de la couronne : 90%. Surface de sol prospectée : 9,89 m². Volume de sol prospecté : 3,305 m³, dont 1,362 m³ de terre fine (41 %), 1,745 m³ de roche et de cailloux (53 %), et 0,198 m³ de roche mère restée sur place (6 %) - Profondeur moyenne : 33,5 cm

ø racines (mm)	PHYTOMASSES OBTENUES PAR PRÉLEVEMENT				EXTRAPOLATION À L'ENSEMBLE DES DEUX INDIVIDUS			
	Excavation	Tamisaie	Flottation	Total	Correction	Résultats corrigés	g	%
< 0,5	66	28	76	170	+ 20 %	204	530	1,3
0,5 - 2	1342	506	143	1991	+ 10 %	2190	5704	14,0
2 - 5	773	175	-	948	+ 10 %	1043	2716	6,7
5 - 10	599	-	-	599	+ 5 %	629	1638	4,0
10 - 20	4532	-	-	4532	+ 5 %	4759	12393	30,4
20 - 50	2284	-	-	2284	+ 5 %	2398	6245	15,3
> 50	4228	-	-	4228	+ 5 %	4440	11562	28,3
TOTAL	13824	709	219	14752		15663	40788	100,0

Individus n°2 et n°3 (H = 2,60 m et H = 3,03 m). Fraction prospectée de la projection au sol des couronnes : 38,4 %
 Surface de sol prospectée : 13,32 m² - Volume de sol prospecté : 6,324 m³ dont 3,841 m³ de terre fine (61 %), 1,489 m³ de roche et cailloux (23 %), et 0,994 m³ de roche mère restée en place (16 %) - Profondeur moyenne : 47,5 cm.

(THORP & MULLER, 1940). En revanche, l'humidité hivernale excessive du sol peut rendre difficile l'extraction des racines fines (TORNAU et STÖLLING, 1944). L'échantillonnage au printemps permet en outre de connaître la quantité maximale de racines fines, qui ont une croissance saisonnière marquée (voir discussion ci-dessous).

L'excavation à sec donne une image claire de la totalité des systèmes racinaires, de leur longueur, de leur forme, de leur couleur et de leur distribution. Elle révèle en outre les compétitions éventuelles entre racines

d'espèces différentes (COKER, 1959 ; KOLESNIKOV, 1971). Dans les sols pierreux, c'est en fait la seule technique envisageable (PETROV, 1968). Son inconvénient majeur est la perte inévitable d'un certain pourcentage de racines, surtout de racines fines, ce qui rend nécessaire l'utilisation de coefficients correcteurs. Une autre difficulté, non négligeable, est évidemment le nombre important d'heures de travail que requiert cette technique : c'est pourquoi elle n'est guère envisageable que pour des buissons, des arbustes ou de jeunes arbres (FINNEY & KNIGHT, 1973).

L'amélioration de cette méthode classique, par utilisation d'eau ou d'air sous pression, n'était pas possible à Naxos, étant donné l'éloignement de toute infrastructure adéquate.

Il était matériellement difficile d'entreprendre un échantillonnage de même ampleur que pour l'établissement de la phytomasse aérienne, où 9 genévriers représentatifs de toutes les classes de hauteur ont été étudiés (TSIOURLIS, 1990, 1992). Le choix a donc porté sur 3 de ces 9 genévriers, les individus de 1,93 m, 2,60 m et 3,03 m de hauteur, de façon à obtenir un sous-échantillon assez représentatif des caractéristiques de l'histogramme des hauteurs individuelles, mais aussi restreint que possible. Le recours à la méthode de l'individu moyen (en l'occurrence, le choix d'un unique arbrisseau proche de l'individu moyen) aurait été trop hasardeux, en raison de l'hétérogénéité du substrat et de la distribution horizontale des arbrisseaux.

Les particularités du terrain, la proximité d'autres buissons et le souci d'économie en temps ont conduit à ne dégager qu'une partie des systèmes racinaires des arbrisseaux échantillonnés (Fig. 1). Malgré la possibilité d'une asymétrie dans la distribution des racines, de nombreux chercheurs utilisent cette méthode lorsqu'il s'agit d'organes souterrains relativement importants. Les informations recueillies dans ces cas suffisent, en général, pour une extrapolation à l'échelle du système racinaire entier (KOLESNIKOV, 1971). Même avec ces limitations, le travail de terrain a nécessité près de 300 heures.

Le travail de terrain a débuté par le creusement, jusqu'à la roche mère, de tranchées situées vers l'est (sens de la pente) d'une part à 3 m de l'arbrisseau de 1,93 m de hauteur et d'autre part à près de 4 m pour les deux autres arbrisseaux proches l'un de l'autre. Ces distances ont été imposées par la présence d'espèces concurrentes.

Les racines ont été mises à nu par enlèvement de la terre fine, des cailloux, des pierres et des fragments de roche mère extractibles, en progressant vers la base des souches. La distinction spécifique des racines n'a pas posé de problème : les lentiques et les oliviers sauvages ont des racines de teinte plus claire que les genévriers ; leur écorce est lisse avec un cortex respectivement rouge et ocre. Les racines mortes ont été assez facilement identifiables ; toutefois, des décisions quelque peu arbitraires ont dû être prises dans certains cas. Afin d'estimer les pertes de racines fines intervenues lors des manipulations, un échantillon de la terre fine extraite a été passé sur deux tamis successifs à maille de 1 mm.

L'ensemble des racines prélevées a été rapporté au laboratoire. Après lavage pour éliminer les particules de sol, les racines ont été mises à tremper pendant quelques heures, pour éviter les phénomènes de rétraction (RIMBACH, 1929), qui peuvent atteindre jusqu'à 60 % sur des échantillons secs (HUCK *et al.*, 1970). Les racines ont ensuite été réparties par classes de diamètre en vue des pesées et du calcul des longueurs par unité de masse.

Un échantillon de la terre tamisée a été immergé dans l'eau pour obtenir par flottaison encore une partie des racines les plus fines (essentiellement celles de moins de 0,5 mm de diamètre). Enfin, des échantillons sont séchés jusqu'à poids constant à l'étuve à 80° C, température qui permet d'éviter la pulvérisation des racines les plus fines (SCHUURMAN & GOEDEWAGEN, 1971).

La masse du chevelu racinaire ($\phi < 0,5$ mm), celle des racines fines (ϕ de 0,5 à 2 mm) et celle des petites racines (ϕ de 2 à 5 mm) ont été calculées en additionnant les masses recueillies directement à l'excavation et celles estimées, pour les volumes de terre fine extraite, à partir des échantillons soumis à tamisage et à flottation (TAB. I). En moyenne, l'excavation a permis d'extraire 71 % des racines fines, le tamisage 23 % et la flottation 6 %. Le tamisage s'est également révélé utile pour les petites racines, dont il a fourni en moyenne 17,5 %. Pour le chevelu racinaire, l'excavation a été insuffisante, n'ayant permis d'extraire en moyenne que 40 % du total ; la flottation a permis d'en récupérer 45 %, le reste provenant du tamisage.

De nombreux chercheurs établissent leurs estimations définitives des masses racinaires, à partir des résultats des échantillonnages, en appliquant des coefficients d'augmentation ; ceci se pratique spécialement pour des études de biotopes sous climat méditerranéen. Les taux préconisés sont de 25 % pour les racines fines et de 5 % pour le reste des racines (KUMMEROV *et al.*, 1977). Dans notre étude, en raison de la procédure suivie, combinant excavation, tamisage et flottation, nous avons adopté des coefficients d'augmentation de 1,2 pour le chevelu racinaire, 1,1 pour les racines fines et petites et de 1,05 pour les racines de diamètre supérieur à 5 mm.

Les parties dégagées des appareils racinaires correspondaient, dans le cas de l'individu de 1,93 m, à une surface incluant 90 % de la projection au sol de la couronne foliaire. Les individus de 2,60 m et 3,03 m étant éloignés de moins de 4 m, ils ont été considérés ensemble ; les parties dégagées correspondaient à 38 % de la projection des couronnes (Fig. 1). Les résultats obtenus pour les surfaces échantillonnées ont été extrapolés aux systèmes racinaires complets des 3 arbrisseaux. Le rapport R/A de la phytomasse racinaire à la phytomasse aérienne a été établi pour l'individu de 1,93 m et un rapport moyen calculé pour les deux autres individus, en utilisant les données obtenues par ailleurs pour les phytomasses aériennes (TSIOURLIS, 1992). Afin d'extrapoler les résultats à l'échelle de la population de genévrier, la valeur obtenue dans le premier cas a été utilisée pour estimer les phytomasses racinaires des individus de hauteur inférieure ou égale à 2,25 m, celle obtenue dans le second cas pour les individus ayant des hauteurs supérieures. Les phytomasses ont pu être ainsi rapportées à l'hectare, en classant les racines selon leur diamètre ; les longueurs et les surfaces racinaires ont également été calculées par unité de surface.

La phytomasse racinaire totale du maquis, rapportée à l'hectare, a été calculée en cumulant les résultats relatifs au genévrier, ceux obtenus pour les autres ligneux en utilisant les valeurs du rapport R/A établies dans le phrygana voisin, et enfin les résultats relatifs à la strate herbacée.

La phytomasse racinaire totale a été comparée à la phytomasse aérienne totale par le calcul d'un coefficient R/A global (inverse du rapport initialement proposé par BRAY, 1963 et adopté par WILSON, 1975).

RÉSULTATS

STRUCTURE DES APPAREILS RACINAIRES DES GENÉVRIERS

Les racines, à fin rhytidome de couleur brune et de consistance analogue à l'écorce de branches, sont distribuées sur tout le profil de sol (de 40 à 50 cm de profondeur) au-dessus de la roche mère. Sous les couronnes foliaires des genévriers, l'espace est occupé quasi exclusivement par les racines de l'espèce. Au-delà, il y a un enchevêtrement entre racines de différentes espèces.

Le système racinaire des genévriers est constitué de plusieurs racines principales (FIG. 1), longues d'environ 4 m (3 m pour le plus petit genévrier), changeant souvent de direction et situées généralement à moins de 30 cm de profondeur. Certaines racines, peu nombreuses, se prolongeant au-delà de l'espace prospecté, pourraient avoir des longueurs de 6, 7 ou même parfois 8 mètres, selon un calcul utilisant les coefficients de rétrécissement établis sur

les racines échantillonnées. Les nombreuses racines secondaires (jusqu'à 1 - 2 cm de diamètre), chargées de racines fines, occupent tous les interstices disponibles entre les pierres, descendent en profondeur, dans des poches de terre (entre 60 et 90 cm) incluses dans des fissures de la roche mère, ou remontent éventuellement par dessus celle-ci. Dans l'ensemble, les racines fines se situent en majorité dans les 30 premiers centimètres. Très rarement, certaines racines peuvent descendre à plus d'un mètre. Dans le plan horizontal, les racines se répartissent selon un gradient de densité croissante vers la base des genévriers.

PHYTOMASSE DES APPAREILS RACINAIRES DES GENÉVRIERS (TAB. I)

La phytomasse racinaire totale du genévrier de 1,93 m de hauteur est de 4,42 kg de matière sèche ; sa phytomasse aérienne étant de 8,57 kg (TSIOURLIS, 1982), la valeur du rapport R/A est de 0,52. La part des racines fines et très fines ($\phi \leq 2$ mm) est importante : 26,9 % dont 2,5 % de chevelu racinaire.

Les genévriers de 2,60 et 3,03 m ont ensemble une phytomasse souterraine totale de 40,79 kg de matière sèche, soit un rapport R/A de 0,64, leurs phytomasses aériennes étant respectivement de 23,51 kg et 39,80 kg (TSIOURLIS, 1992). Les racines fines totales ($\phi < 2$ mm) participent pour 15,3 % au total de la phytomasse souterraine, dont 1,3 % pour le chevelu racinaire. Les racines de 1 à 2 cm de diamètre constituent la catégorie la plus importante, avec 30,4 % du total.

TABLEAU II — Caractéristiques des appareils racinaires de *Juniperus phoenicea* dans le maquis de l'île de Naxos : masse de matière sèche (g) par m³ de sol, longueur racinaire (m) par m² de surface de sol et surface racinaire (m²) par m² de surface de sol.
Juniperus phoenicea roots' characteristics in the Naxos matorral : dry matter (g) per volume unit (m³) of soil ; roots' length (m) per soil surface unit (m²) and roots' surface (m²) per soil surface unit (m²)

ø racines (mm)	DONNÉES RAPPORTÉES À L'ENSEMBLE DU SOL PROSPECTÉ			DONNÉES RAPPORTÉES À LA TERRE FINE		
	g/m ³	m/m ²	m ² /m ²	g/m ²	m/m ²	m ² /m ²
< 0,5	32	187	-	61	367	
0,5 - 2	328	657	-	644	1287	
< 2	360	844	5,305	705	1654	10,395
2 - 5	164	41	0,902	322	81	1,781
5 - 10	144	5	0,236	224	10	0,471
10 - 20	598	9	0,848	1171	18	1,696
20 - 50	343	3	0,660	672	7	1,539
> 50	461	0,2	0,082	904	0,4	0,160
TOTAL	2040	902	8,033	3997	1770	16,042

PHYTOMASSES RACINAIRES DES GENÉVRIERS PAR UNITÉS DE VOLUME ET DE SURFACE DE SOL (TAB. II)

Si l'on considère l'ensemble du volume de sol prospecté (9,6 m³), la phytomasse racinaire des genévriers y représente 2040 g/m³ de matière sèche, dont 360 g de racines fines et de chevelu, soit 18 % du total. La longueur totale des racines fines et du chevelu est de 884 m par m³ de surface de sol, sur un total de 902 m/m³, soit 94 % de celui-ci ; la surface absorbante correspondante est de 5,3 m²/m³.

La plupart des données bibliographiques concernant les racines fines proviennent d'études dans lesquelles les échantillons ont été prélevés par carottage. Pour leur être comparables, nos résultats doivent être rapportés à la terre fine seule : la phytomasse des racines fines est alors de 705 g/m³, la longueur correspondante de 1654 m/m² et la surface absorbante 10,4 m²/m³.

PHYTOMASSE SOUTERRAINE TOTALE

Calculée par extrapolation comme indiqué ci-dessus, la phytomasse racinaire de la population de genévriers s'élève à 18,14 t/ha dont 16 % (2,89 t/ha) de racines fines et très fines. La phytomasse aérienne étant de 29,50 t/ha (TSIOLIS, 1992) le rapport R/A a une valeur de 0,61. La longueur totale du système racinaire est de 7253 km/ha et sa surface de 6,62 ha/ha. Les racines fines et le chevelu racinaire représentent 94 % de la longueur et 64 % de la surface totale (TAB. III).

Les rapports R/A obtenus pour le phrygane voisin sont 0,43, 1,41 et 0,90 pour l'olivier sauvage, le lentisque et le Chêne kermès respectivement (TSIOLIS, 1985 ; 1990). Les phytomasses aériennes des populations de ces espèces, dans le maquis, étant, dans le même ordre, de 7,3 t/ha, 2,3 t/ha et 0,75 t/ha, les phytomasses racinaires peuvent être estimées à : 3,1 t/ha pour l'olivier, 3,2 t/ha pour le lentisque et 0,7 t/ha pour le Chêne kermès.

TAB. III.— Phytomasse (matière sèche), longueur et surface racinaires de la population de *Juniperus phoenicea* dans le maquis de l'île de Naxos

Phytomass (dry weight), length and surface of the roots of the *Juniperus phoenicea* population in the Naxos matorral

Diamètre mm	Racines kg/ha	%	Longueur km/ha	Surface ha/ha
< 0,5	248	1,4	1489	4,261
0,5 - 2	2647	14,6	5293	0,707
2 - 5	1286	7,1	322	0,152
5 - 10	806	4,4	36	0,772
10 - 20	5459	30,1	82	0,627
20 - 50	2852	15,7	29	0,099
> 50	4843	26,7	2	
Total	18141	100,0	7253	6,618

Les organes souterrains d'*Urginea maritima*, composés de bulbes de différentes tailles (jusqu'à 15 cm de diamètre) et de rhizomes fixateurs, sont situés dans les 20 premiers centimètres du sol. Leur phytomasse est importante, de l'ordre de 5,18 t/ha. Quant aux racines des graminées, au contraire, elles ne représentent que 0,02 t/ha.

Au total, la phytomasse souterraine de l'ensemble du maquis peut ainsi être estimée à 30,33 t/ha (TAB. IV).

DISCUSSION

La littérature sur les appareils racinaires des écosystèmes de type méditerranéen est peu nombreuse ; pour l'essentiel, elle concerne les chaparrals californiens et les matorrals chiliens (COOPER, 1922 ; HELLMERS *et al.*, 1955 ; HANES, 1965 ; KUMMEROW *et al.*, 1977, 1978 ; MILLER & NG, 1977 ; GILBERTO & ESTY, 1978 ; HOFFMANN & KUMMEROW, 1978 ; KUMMEROW, 1981a, b ; KUMMEROW & MANGAN, 1981 ; KUMMEROW *et al.*, 1982). Ce sont surtout aux observations faites dans ces milieux que pourront être comparés les résultats relatifs au maquis à genévriers de l'île de Naxos ; en effet dans la région méditerranéenne proprement dite, seuls OPPENHEIMER (1956, 1957, 1960) et SHACHORI *et al.* (1967) ont publié des travaux concernant des maquis.

Dans le maquis de Naxos, l'extension horizontale des racines, de l'ordre de 4 m, est d'environ deux fois la hauteur des arbrisseaux ; certaines s'allongent même au-delà, jusqu'à 6-8 m, lorsque la concurrence interspécifique le permet, alors que la concurrence intraspécifique est faible. De manière générale, dans les écosystèmes méditerranéens, les racines sont beaucoup plus développées horizontalement que verticalement (HOFFMANN & KUMMEROW, 1978). Effectivement, dans le maquis de Naxos, la majorité des racines de diamètre supérieur à 0,5 cm se situe au-dessus de 1 m de profondeur. Toutefois, quelques racines s'insinuent plus bas dans des fissures et des poches de terre, où la quantité de matière organique augmente au fil des années, du fait de la décomposition des racines fines, processus qui améliore les conditions d'humidité et la disponibilité des éléments nutritifs. Il serait intéressant de savoir si les racines de genévrier sont capables de dissoudre la roche calcaire, ce qui faciliterait leur pénétration, comme cela a été démontré pour le lentisque et le pin d'Alep, espèces colonisant le même type de substrat (OPPENHEIMER, 1956, 1957).

Des chercheurs ayant bénéficié de conditions d'observations favorables (fissures, travaux d'infrastructure) font état de racines pouvant atteindre plusieurs mètres de profondeur dans les maquis de la Méditerranée orientale (OPPENHEIMER, 1960 ; SHACHORI *et al.*, 1967). Ce fait a été également observé dans des matorrals au Chili (GILBERTO & ESTAY, 1978) et des fruticées sclérophylles du sud de l'Australie (SPECHT & RAYSON, 1957).

TABLEAU IV.— Phytomasse (t/ha, matière sèche) de l'ensemble du maquis à *Juniperus phœnicea* de l'île de Naxos.
Phytomass (t/ha, dry weight) of the Juniperus phœnicea matorral in Naxos island

	PHYTOMASSE AÉRIENNE (d'après TSIOURLIS, 1992) T/HA		PHYTOMASSE SOUTERRAINE (present travail) T HA		PHYTOMASSE TOTALE T/HA
<i>Juniperus phœnicea</i>	Organes ligneux	23,46	Racines fines	2,89	
	Feuilles	5,22	Autres racines	15,25	
	Organes reproducteurs	0,82			
	Total	29,50	Total	18,14	47,64
Autres espèces	Organes ligneux	9,11	Racines	7,00	
	Feuilles	1,16			
	Organes reproducteurs	0,06			
	Total	10,93	Total	7,00	17,33
Strate herbacée	Total	0,37	Total	5,20	5,57
Ensemble du maquis		40,20		30,33	70,53

HELLMERS *et al.* (1955) ont classé les systèmes racinaires des écosystèmes californiens de type méditerranéen en trois catégories, en prenant en compte à la fois leur extension horizontale et leur profondeur. Ils ont ainsi souligné que, typiquement, les organes souterrains de la fruticée sclérophylle ont une large extension horizontale et verticale. Le fait que la majorité des racines se situe cependant à faible profondeur dans beaucoup d'écosystèmes de type méditerranéen est interprété comme la conséquence du caractère superficiel des sols et de la dureté du substrat (KUMMEROW *et al.*, 1977 ; MILLER & NG, 1977). En fait, la profondeur du substrat étant variable, il n'est pas étonnant de rencontrer plusieurs types de systèmes racinaires pour un même type de formation végétale, voire pour une même espèce. Ainsi, l'espèce caractéristique des chaparrals californiens à chamise, *Adenostoma fasciculatum*, peut aussi bien avoir un enracinement profond (JEPSON, 1936 ; ELLMERS *et al.*, 1955), modérément profond (HANES, 1965), ou superficiel, avec les racines cantonnées à moins d'un mètre de profondeur (COOPER, 1922 ; KUMMEROW *et al.*, 1977 ; MILLER & NG, 1977).

Les espèces des maquis méditerranéens sont adaptées à la sécheresse par la sclérophylle et, le cas échéant, par le développement de racines en profondeur. Ainsi, des mesures de potentiels hydriques xylémiques de plantes de maquis israéliens, qui montrent en été des niveaux de transpiration élevés, mettent en évidence une extraction

d'eau en profondeur par les racines (ZOHARY & ORSHANSKY, 1951 ; OPPENHEIMER, 1961). De même, selon RAMBAL (1984), le chêne kermès peut extraire jusqu'à 270 mm d'eau dans les 5 premiers mètres du sol, pendant la période sèche. En revanche, en Californie, des valeurs estivales de potentiels hydriques xylémiques particulièrement faibles ont conduit POOLE & MILLER (1975) à exclure la possibilité d'extraction d'eau au niveau de la roche mère, confirmant en cela des mesures faisant état d'une faible disponibilité en eau de la roche mère en Californie du Sud (ROWE et COLMAN, 1951).

La phytomasse de l'ensemble des organes souterrains du maquis s'élève à 30,3 t/ha, dont 60 % pour les systèmes racinaires des genévriers et 17% pour la plante à bulbe *Urginea maritima*. Cette valeur est nettement plus importante que celle qui a été estimée pour le phrygana voisin (3,0 t/ha ; TSIOURLIS, 1985, 1990). La phytomasse aérienne du maquis étant de 40,2 t/ha (dont 29,5 t/ha pour la strate dominante de genévriers ; TSIOURLIS, 1992), la phytomasse totale s'élève à 70,5 t/ha ; elle se répartit pour 47 % au-dessus du sol et pour 43% dans les organes souterrains (TAB. IV).

Le rapport de la phytomasse racinaire à la phytomasse aérienne (R/A) vaut pour le maquis entier 0,75 et pour les seuls genévriers, 0,61. Ces valeurs se situent dans le haut de la gamme des valeurs connues pour les chaparrals californiens et les matorrals chiliens qui vont de 0,4 à 0,8

(MILLER & NG, 1977). KUMMEROW *et al.* (1977), par exemple, ont obtenu des résultats dans un chaparral, par excavation sur 70 m², qui permettent de calculer la valeur de la phytomasse racinaire, soit 10,6 t/ha, pour une phytomasse aérienne de 18,7 t/ha : le rapport R/A vaut ainsi 0,57. A première vue, ces données viennent à l'appui de la théorie de BARBOUR (1973), selon laquelle les xérophytes ne sont pas nécessairement caractérisés par des coefficients R/A élevés. Il semble même que les valeurs inférieures à l'unité soient typiques des écosystèmes méditerranéens à végétation sclérophylle sur sols peu profonds (KUMMEROW, 1981a, b). En revanche, les écosystèmes installés sur sols fertiles et profonds peuvent être caractérisés par des valeurs élevées du rapport R/A : de l'ordre de 2 pour les chaparrals (KUMMEROW & MANGAN, 1981) et de l'ordre de 3 pour les matorrals chiliens (HOFFMANN & KUMMEROW, 1978). Dans une formation buissonnante australienne, MAGGS & PEARSON (1977) ont estimé la phytomasse des organes souterrains à 79,9 t/ha et celle des parties aériennes à 45,2 t/ha, ce qui donne une valeur de R/A légèrement inférieure à 2.

Il existe donc une variabilité importante du rapport R/A chez les écosystèmes méditerranéens de type maquis. Par ailleurs, des valeurs faibles de ce rapport ont été établies pour d'autres écosystèmes, ce qui rend les comparaisons et leur interprétation délicates. ESCARRE *et al.* (1984), par exemple, ont mesuré, en Espagne, les phytomasses endogée et épigée d'une forêt de chêne vert : les valeurs obtenues, de 50 t/ha et de 165 t/ha respectivement, conduisent à une valeur de R/A de 0,30, bien plus faible que les précédentes. Le fait est encore plus marqué dans le cas d'une pinède côtière à *Pinus pinea* étudiée en France par CABANETTES & RAPP (1978) et RAPP & CABANETTES (1981) : le rapport R/A a une valeur de 0,14, la phytomasse racinaire atteignant 22 t/ha pour une phytomasse aérienne de 157 t/ha. Des valeurs de R/A du même ordre, de 0,2 à 0,4, ont été établies pour des écosystèmes différents, dans le Great Basin aux USA (CALDWELL & FERNANDEZ, 1975 ; RODIN & BAZILEVICH, 1967).

Selon HEAD (1973) les racines fines ont une croissance saisonnière marquée qui assure leur « turn-over ». Le maximum de production de racines fines, sous climat méditerranéen, coïncide avec la fin du printemps et le début de l'été ; le minimum se situe à la fin de l'été et au début de l'automne (KUMMEROW *et al.*, 1978). La longévité de ces racines atteint 3 à 4 mois (KUMMEROW *et al.*, 1977). En supposant que ces observations, faites dans un chaparral, sont transposables à l'écosystème étudié à Naxos, l'estimation de la phytomasse des racines fines, faite pendant le printemps, fournirait une estimation approchée du maximum de leur production. Elles représentent alors 16 % du total de la phytomasse racinaire, alors qu'en moyenne, dans les chaparrals de Californie et les matorrals du Chili, elles n'en constituent que 9 à 10 %

(KUMMEROW *et al.*, 1977 ; MILLER & NG, 1977) ; Dans ces écosystèmes, toutefois, la quantité des grosses racines proches des souches est plus importante que dans le maquis de Naxos.

Les données bibliographiques sur la masse, la longueur et la surface des racines fines par unité de volume ou de surface de sol, peu nombreuses, sont équivoques. La définition des racines fines varie en effet selon les auteurs : certains considèrent les racines de diamètre inférieur à 3 mm (ABER *et al.*, 1985) ; d'autres à 2,5 mm (KUMMEROW *et al.*, 1977) ; d'autres encore ne se réfèrent qu'au chevelu racinaire, c'est-à-dire les racines de diamètre allant jusqu'à 0,5 ou 1 mm. En outre, les données obtenues par carottages (KUMMEROW *et al.*, 1982 ; KUMMEROW & MANGAN, 1981 ; ABER *et al.*, 1985 ; KUMMEROW *et al.*, 1978) ne tiennent pas compte de la charge du sol en cailloux. En fait, les excavations sous-estiment les systèmes racinaires tandis que les échantillonnages par carottages les surestiment (WESTLAKE, 1963).

Dans le maquis de Naxos, les racines fines et très fines ($\phi < 2$ mm) représentent en moyenne 360 g par m² de sol, soit une longueur de 844 m/m² et une surface de 5,3 m²/m². Ces valeurs sont obtenues en considérant le volume total de sol prospecté. Si l'on ne considère que la terre fine extraite des cavités, ces valeurs deviennent respectivement 705 g/m², 1,65 km/m² et 10,4 m²/m².

Ces dernières valeurs sont comparables à celles obtenues dans des chaparrals et matorrals. Les chaparrals les plus caractéristiques présentent en effet des biomasses de racines fines de 500 à 565 g/m² (KUMMEROW & MANGAN, 1981 ; KUMMEROW *et al.*, 1977) et les longueurs calculées vont de 2 à 2,7 km/m² (MILLER & NG, 1977 ; KUMMEROW *et al.*, 1978). Dans les matorrals chiliens, des valeurs de 670 g/m² et 2 km/m² ont été trouvées (HOFFMANN & KUMMEROW, 1978 ; KUMMEROW *et al.*, 1982).

Compte-tenu de l'importance du renouvellement des racines fines (REYNOLDS, 1975) et de la variabilité saisonnière de leur quantité, il est difficile d'interpréter les éventuelles différences de densité des racines fines entre maquis méditerranéens et d'autres écosystèmes sous d'autres climats, les résultats étant presque toujours de quelques centaines de grammes par m² et de 1 à 2 km par m² (PERSON, 1977 ; REYNOLDS, 1970 ; KLINGE, 1973 ; ABER *et al.*, 1985).

De façon générale, la comparaison entre les données bibliographiques reste malheureusement hasardeuse, en raison des multiples facteurs susceptibles d'influer sur les résultats, tels le choix de la saison, les techniques de prélèvement utilisées, le mode d'expression des mesures. En outre, la variabilité des caractéristiques du sol dans un même biotope peut rendre difficile la constitution d'échantillons convenablement représentatifs, d'autant que la lourdeur des techniques d'extraction ne permet pas de les multiplier. L'extrapolation des résultats à l'échelle des écosystèmes est alors délicate.

Dans ce contexte, la présente étude doit être considérée comme une première approche de la structure et de la masse des appareils souterrains du maquis à genévriers de Naxos. Les résultats obtenus ont permis, dans la mesure des comparaisons possibles, de constater un certain nombre de similitudes avec des écosystèmes analogues établis dans d'autres régions sous climat de type méditerranéen : ces similitudes reflètent la convergence structurale et fonctionnelle de ces écosystèmes. Cependant, les biotopes méditerranéens offrent une grande diversité de conditions édaphiques qui retiennent sur les modalités d'utilisation des sols par les racines. D'autres recherches seraient nécessaires pour mieux cerner l'adaptabilité des organes souterrains des espèces méditerranéennes vis-à-vis de la variabilité de leur environnement.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée à l'aide d'une bourse de recherches octroyée à l'auteur par le Département Environnement de la C.E.E. et s'insère dans le cadre d'un programme de la section d'Ecologie de l'Université d'Athènes dirigé par le Professeur J. MATSAKIS et subventionné par la C.E.E. (Env. 593-G[B] et ENV. 593-G[TT]).

BIBLIOGRAPHIE

- ABER, J.D., MELILLO, J.M., NADELHOFFER, K.J., Mc CLAUGHERTY, C.A. & PASTOR, J., 1985.— Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability : a comparison of two methods. *Ecologia*, 66 : 317-321.
- BARBOUR, M.G., 1973.— Desert dogma reexamined : root : shoot productivity and plant spacing. *Am Midl Nat.*, 89 : 41-57.
- BOHM, W., 1979.— Methods of studying root systems. *Ecological Studies* 33, Springer Verlag : 170 p.
- BRAY, J.R., 1963.— Root production and the estimation of net productivity. *Can. J. Bot.*, 41 : 65-72.
- CABANETTES, A. & RAPP, M., 1978.— Biomasse, minéralomasse et productivité d'un écosystème à pins pignons (*Pinus pinea* L.) du littoral méditerranéen, I. Biomasse. *Ecol. Plantarum*, 13 (3) : 271-286.
- CALDWELL, M.M. & FERNANDEZ, O.A., 1975.— Dynamics of Great Basin shrub root systems. In : HADLEY N.F. (ed.), *Environmental physiology of desert organisms*. Halstead Press : 38-51.
- COKER, E.G., 1959.— Root development of apple trees in grass and clean cultivation. *J. Hort. Sci.*, 34 : 111-121.
- COOPER, W.S., 1922.— The broad-sclerophyll vegetation of California : an ecological study of the chaparral and its related communities. *Carnegie Inst. Washington Publ.*, Washington D.C. : 319 p.
- ESCARRE, A., GRACIA, C., RODA, F. & TERRADAS, J., 1984.— Ecología del bosque esclerófilo mediterráneo. *Investigación y Ciencia* (éd. en español de Scientific American), n° 95 : 69-78.
- FINNEY, J.R. & KNIGHT, B.A.G., 1973.— The effect of soil physical conditions produced by various cultivation systems on the root development of winter wheat. *J. Agric. Sci.*, 80 : 435-442.
- GREENLAND, D.J., 1979.— The physics and chemistry of the soil-root surface : some comments. In : HARLEY, J.L. & RUSSELL, R.S. (eds.) *The soil-root interface*. Academic Press, London : 83-98.
- HANES, T.L., 1965.— Ecological studies on two closely related chaparral shrubs in southern California. *Ecol. Monogr.*, 35 : 213-235.
- HEAD, G.C., 1973.— Shedding of roots. In : KOZLOWSKI T.T. (ed.) : *Shedding of plants parts*. Academic Press London : 237-293.
- HELLMERS, H., HORTON, J.S., JUHREN, G. & O'KEEFE, J., 1955.— Root systems of some chaparral plants in southern California. *Ecology*, 36 : 667-678.
- HOFFMANN, A. & KUMMEROV, J., 1978.— Root studies in the Chilean Matorral. *Ecologia* (Bert.), 32 : 57-69.
- HUCK, M.G., KLEPPER, B. & TAYLOR, H.M., 1970.— Diurnal variations in root diameter. *Plant physiol.*, 45 : 529-530.
- JEPSON, W.L., 1936.— *A flora of California*, II. University of California Press, Berkeley, California : 221 p.
- KLINGE, H., 1973.— Root mass estimation in lowland tropical rain forests of central Amazonia, Brazil, I. Fine root masses of a pale yellow latosol and a giant humus podzol. *Trop. Ecol.*, 14 : 29-38.
- KOLESNIKOV, V.A., 1971.— *The root system of fruit plants*. Moscow, USSR. Mir Publishers : 296 p.
- KUMMEROV, J., 1981a.— Structure of roots systems. In : DI CASTRI, F., GOODALL, D.W. & SPECHT, R.L. (eds.), *Mediterranean-Type shrublands*. Ecosystems of the World, Vol. 11, Elsevier, Amsterdam : 269-288.
- KUMMEROV, J., 1981b.— Carbon allocation to root systems in mediterranean evergreen sclerophylls. In : MARGARIS, N.S. & MOONEY, H.A. (eds.), *Components of productivity of Mediterranean climate regions. Basic and applied aspects*. Dr W Junk Publishers, The Hague : 115-120.
- KUMMEROV, J., AVILA, G., ALJARO, M.E., ARAYA, S. & MONTENEGRO, G., 1982.— Effect of fertilizer on fine root density and shoot growth in Chilean matorral. *Bot. Gaz.*, 143 : 498-504.
- KUMMEROV, J., KRAUSE, G. & JOW, W., 1978.— Root systems of chaparral shrubs. *Ecologia* (Bert.), 29 : 163-177.
- KUMMEROV, J., KRAUSE, G. & JOW, W., 1978.— Seasonal changes of fine root density in the Southern Californian chaparral. *Ecologia* (Bert.), 37 : 201-212.
- KUMMEROV, J. & MANGAN, R., 1981.— Root systems in *Quercus dumosa* Nutt. dominated chaparral in Southern California. *Acta Ecologica Ecol. Plant.*, 2 (16) : 177-188.
- MAGGS, J. & PEARSON, C.J., 1977.— Minerals and dry matter in coastal scrub and grassland at Sydney, Australia. *Ecologia* (Bert.), 31 : 227-237.
- MATSAKIS, J., TSIORLIS, G.M., KARAMAOUNA, M., LEGAKIS, A., PARASCHI, L., BLANDIN, P. & LAMOTTE, M., 1990.— Étude d'un écosystème de maquis à *Juniperus phoenicea* L. (Naxos, Cyclades, Grèce) : présentation générale. *Bull. Ecol.*, 23 : 49-58.
- MILLER, P.C. & NG, E., 1977.— Root : shoot biomass ratios in shrubs in southern California and central Chile. *Madrone*, 24 : 215-223.
- OPPENHEIMER, H.R., 1956.— Pénétration active des racines de buissons méditerranéens dans les roches calcaires. *Bull. Res. Coun. Isr.*, Sec. D (Bot.), 5 : 219-222.
- OPPENHEIMER, H.R., 1957.— Further observations on roots penetrating into rocks and their structure. *Bull. Res. Coun. Isr.*, Sec. D (Bot.), 6 : 18-31.
- OPPENHEIMER, H.R., 1960.— Adaptation to drought : xerophytism. In : *Plant-Water Relationships in Arid and semi-arid Conditions*. *Arid Zone Res.*, 15 : 105-138.
- OPPENHEIMER, H.R., 1961.— L'adaptation à la sécheresse, le xérophysisme. Echanges hydriques des plantes en milieu aride et semi-aride. *Rech. Zones arides*, Unesco, 115-153.

- PERSON, H., 1977.— Root dynamics in a young Scots pine stand in Central Sweden. *Oikos*, 30 : 508-519.
- PETROV, M.P., 1968 — The results of investigation in root systems of desert plants in Middle asia. In : *Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms*. Int. Symp. ed. by USSR Academy of Sciences, Leningrad, Nauka : 158-161.
- POOLE, D.K. & MILLER, P.C., 1975.— Water relations of selected species of chaparral and coastal sage communities. *Ecology*, 56 : 1118-1128
- RAMBAL, S., 1984.— Water balance and pattern of root water uptake by a *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Öecologia* (Berl.), 62 : 18-25
- RAPP, M. & CABANETTES, A., 1981.— Biomass and productivity of a *Pinus pinea* L. stand. In : MARGARIS, N.S. & MOONEY, H.A. (eds.) : *Components of productivity of mediterranean climate regions. Basic and applied aspects*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague : 131-134
- REYNOLDS, E.R.C., 1970.— Root distribution and the cause of its spatial variability in *Pseudotsuga taxifolia* (Pour.) Brit. *Plant and Soil*, 32 : 501-517.
- REYNOLDS, E.R.C., 1975.— Tree rootlets and their distribution. In : TORREY, J.G. & CLARKSON, D.T. (eds.) : *The development and function of roots*. Academic Press New-York : 163-177
- RIMBACH, A., 1929.— Die Verbreitung des Wurzelverkürzung im Pflanzenreich. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 47 : 22-31
- RODIN, L.E. & BAZILEVICH, N.I., 1967.— *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Oliver et Boyd, Edinburg : 288 p
- ROWE, P.B. & COLMAN, E.A., 1951.— Disposition of rainfall in two mountain areas of California. *U.S. Dep. Agric., Tech. Bull.*, 1048 : 84 p.
- SCHURMAN, J.J. & GOEDEWAGEN, M.A.J., 1971.— *Methods for the examination of root systems and roots*. Pudoc, Wageningen.
- SHACHORI, A., ROSENZWEIG, D. & POLIAKOFF-MAYBER, A., 1967.— Effect of mediterranean vegetation on the moisture regime. In : SÖPPER, W.E. & LULL, H.W. (eds.) : *Intern. Symp. on Forest Hydrology*. Pergamon Press, Oxford : 291-311.
- SPECHT, R.L. & RAYSON, P., 1957.— Dark Island heath (Ninety-Mile Plain, South Australia), III The root systems. *Austr. J. Bot.*, 5 : 103-114.
- THORP, B.C. & MULLER, C.H., 1940.— A rapid method for excavating root systems of native plants. *Ecology*, 21 : 347-350.
- TORNAU, O. & STÖLTING, H., 1944.— Untersuchungen über die bewurzelung der Ackerbohne. *J. Landwirtsch.*, 90 : 1-32
- TSIOURLIS, G.M., 1985.— Phytomasse d'un phrygane insulaire. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 29 : 121-124.
- TSIOURLIS, G.M., 1990.— *Phytomasse, productivité primaire et biogéochimie des écosystèmes méditerranéens phrygane et maquis (île de Naxos, Grèce)*. Thèse de doctorat. Université Libre de Bruxelles : 170 p.
- TSIOURLIS, G.M., 1992.— Etude d'un écosystème de maquis à *Juniperus phœcea* L. (Naxos, Cyclades, Grèce) : phytomasse et nécromasse épigées. *Bull. Ecol.*, 23 : 59-69
- WEAVER, J.E., 1926.— *Root development of field crops*. Mc Graw Hill Book Co, New-York, London. 291 p.
- WESTLAKE, D.F., 1963.— Comparison of plant productivity. *Biol. Rev.*, 38 : 385-425.
- WILSON, B.F., 1975.— Distribution of secondary thickening in tree root systems. In : TORREY, J.G. & CLARKSON, D.T. (eds.) : *The development and function of roots*. London, New-York, San Francisco, Academic Press, 197-219.
- ZOHARY, M. & ORSHANSKY, G., 1951.— Ecological studies on lithophytes. *Palest. J. Bot., Jerusalem Serv.*, 5 : 119-128.

L'ANALYSE DU PAYSAGE VÉGÉTAL EN SYMPHYTOCŒNOLOGIE : SES NIVEAUX ET LEURS DOMAINES SPATIAUX*

Jean-Paul THEURILLAT

Conservatoire et Jardin botaniques Case postale 60 CH-1292 Chambésy
Centre Alpin de Phytogéographie (CAP) Fondation J. M. Aubert CH-1938 Champex

SUMMARY

(original scientific paper)

THE ANALYSIS OF VEGETATION LANDSCAPE IN SYMPHYTOCŒNOLOGY : ITS LEVELS AND SPATIAL AREAS.

In the landscape analysis approach issued from the Zürich Montpellier school of vegetation study, three levels are usually distinguished : a) the seral level (sigmassociation), b) the catenal level (geosigmassociation) and c) the chorological level (phytogeographical territories). A critical study of these levels has led to the subdivision of the first two by taking more into consideration the vegetal potentiality and the geomorphology. Hence, for spatial areas, two degrees were recognized in the seral phase, the « tessela » and the « macro-tessela », and four degrees in the catenal phase, the « hypocatena », the « catena s. str. », the « hyper- » and the « megacatena ». This new conception was established on a concrete landscape analysis carried out in the Aletsch region (Valais, Switzerland)

KEY WORDS Symphytocœnology (symphytosociology) - Landscape analysis - Vegetation complexes - Tessela - Catena - Sigmassociation - Geosigmassociation.

RÉSUMÉ

(travail original)

Dans l'approche paysagère issue de l'école zurichoise montpelliéraine de l'analyse de la végétation, trois niveaux (paliers) sont habituellement distingués : a) le niveau sériel (sigmassociation), b) le niveau caténal (géosigmassociation) et c) le niveau chorologique (territoires phytogéographiques). Une étude critique de ces niveaux a entraîné la subdivision des deux premiers en tenant davantage compte de la potentialité végétale et de la géomorphologie. Ainsi, deux degrés ont été reconnus dans la phase sériale, avec pour domaine spatial la tessela et la macro-tessela, et quatre degrés dans la phase caténale, avec pour domaine l'hypocaténa, la caténa s. str., l'hyper- et la mégacaténa. Cette nouvelle conception a été établie sur un cas concret d'analyse du paysage végétal réalisé dans la région d'Aletsch (Valais, Suisse)

MOTS CLÉS Symphytocœnologie (symphytosociologie) - Analyse du paysage - Complexes de végétation - Tessela - Catena - Sigmassociation - Géosigmassociation

INTRODUCTION

Si l'on reprend la définition de SCHMITHUSEN (1968a), le « paysage » est « une partie de la géosphère dont l'ordre de grandeur est géographiquement significatif », et le « paysage végétal » correspond à la composante végétale d'un paysage, c'est-à-dire à l'ensemble de sa végétation. Comme cette végétation se présente sous forme de mosaïques, ou complexes de végétation, on parle également de « complexes paysagers de la végétation » (« landschaftliche Vegetationskomplexe », SCHMITHUSEN, 1968a). Les premières analyses des complexes de végétation par les phytocœnologues remontent au début de ce

siècle, notamment aux travaux de DURIETZ (1917) et d'OSVALD (1923) et leurs « complexes d'associations » (« Assoziationskomplexe »), appelés plus tard « complexes de groupements » (« Gesellschaftskomplexe ») par BRAUN-BLANQUET (1928). Sous l'impulsion de TÜXEN (1956), de SCHMITHUSEN (1959, 1968b), de BOLOS (1963), l'étude des complexes de groupements et des complexes paysagers de la végétation aboutit dans les années 1970 (TÜXEN, 1973, 1978a, 1979) à une approche inductive moderne du paysage végétal, ou symphytocœnologie (symphytosociologie, BEGUIN & HEGG, 1975). (Pour une analyse de la terminologie ci-dessus et des différentes conceptions recouvertes, voir THEURILLAT, 1991, à paraître b.)

* Communication présentée à la réunion du groupe « écologie du paysage » de la Société d'écologie, le 19 mars 1991 à Versoix.

La symphytocenologie se définit ainsi comme l'étude des complexes de groupements végétaux dont l'assemblage, selon différents niveaux de complexification, constitue le paysage végétal. La symphytocenologie est l'échelon supérieur de l'analyse du monde végétal. Dans l'approche symphytocenologique issue de l'école zurich-montpelliérane, la méthodologie procède selon une analyse inductive, basée sur des inventaires quantifiés des groupements végétaux. L'inventaire est réalisé par transposition de la méthode pour l'analyse des groupements végétaux (TUXEN, 1973). Dans sa conception actuelle, cette approche reconnaît trois niveaux, ou paliers, dans l'analyse du paysage végétal, respectivement sérial, caténal et chorologique (GÉHU & RIVAS-MARTINEZ, 1981 ; RIVAS-MARTINEZ, 1985 ; GÉHU, 1987 ; ANSSEAU, 1985 ; ANSSEAU & GRANDTNER, 1991).

Le niveau sérial.— Dès les premières analyses (TUXEN, 1973), deux cas ont été distingués :

- on se trouve dans une même potentialité végétale, c'est-à-dire qu'une seule association végétale climacique peut être présente sur la surface analysée ;
- plusieurs potentialités sont présentes sur la surface analysée, du fait de la mosaïque des conditions écologiques différentes qui s'y rencontrent.

La potentialité unique rejoignant le concept de « série », RIVAS-MARTINEZ, (1976) a alors parlé du fait sérial, dont le cadre spatial correspondant est la tessella, du latin « tessella », petite pièce carrée ; carré de mosaïque ; en italien « piastrella » (PIGNATTI, 1980), en anglais « site ». En français, nous avons proposé « tessela » (THEURILLAT, 1991, à paraître a & b). Ce terme a été introduit par BOLOS (1963) et est plus ou moins identique à la « Fliese » de SCHMITHÜSEN (1948, 1968b). Le rang hiérarchique fondamental d'un tel complexe de végétation a été nommé « sigmassociation » ou « synassociation » par RIVAS-MARTINEZ, ou encore « sigmetum ». Cette conception, développée par l'école espagnole, a été acceptée par l'école française. GÉHU & RIVAS-MARTINEZ (1981 : 24) définissent le sigmetum ou synassociation comme : « l'expression spatiale quantifiée de tous les groupements végétaux d'une même série à l'intérieur d'une unique « tesela », la « tesela » étant :

- « un territoire suffisamment homogène écologiquement et dynamiquement pour ne porter qu'un seul groupement mûr (climax). »

En Allemagne, TUXEN (1978a, 1979) a développé une conception de la sigmassociation basée uniquement sur une combinaison spatiale de groupements :

- « des socialisations de groupements végétaux se répétant régulièrement sur le terrain (phytocenoses, biocenoses) et qui sont encore distinguées par un ou plusieurs groupements caractéristiques. » (« ... im Gelände regelmäßig wiederkehrende Vergesellschaftungen von

Pflanzengesellschaften (Phytozönosen, Biozönosen) die noch durch ein oder mehrere Kenngesellschaften ausgezeichnet sind. » (TUXEN, 1979 : 80).

TUXEN distingue trois catégories de sigmassociations :

- **Primaires**, constituées par de la végétation primaire, c'est-à-dire par de la végétation naturelle non transformée par l'activité humaine (forêts vierges, végétation des hautes montagnes...) ;
- **Secondaires**, constituées par de la végétation secondaire, c'est-à-dire par de la végétation de substitution due à l'activité humaine et occupant des milieux non irréversiblement transformés (prés de fauche, cultures...) ;
- **Tertiaires**, constituées par de la végétation tertiaire, c'est-à-dire par de la végétation de substitution occupant des substrats artificiels, généralement allochtones, où le concept de végétation potentielle n'est plus applicable (végétation rudérale).

La distinction de sigmassociations secondaires et tertiaires contredit en quelque sorte la conception sériale de la sigmassociation de RIVAS-MARTINEZ.

Le niveau caténal.— Lorsque plusieurs potentialités végétales sont réunies en mosaïque au sein d'un même complexe de végétation, c'est-à-dire d'un complexe de sigmassociations, on parle de fait caténal, le cadre spatial étant une « caténa ». Le rang hiérarchique fondamental d'un tel complexe de végétation a été nommé géosigmassociation ou géosigmetum. La géosigmassociation est définie (GÉHU & RIVAS-MARTINEZ, 1981 : 27-28) comme étant :

- « l'expression spatiale quantifiée de tous les groupements végétaux (réunis ou non en sigmetum) d'une caténa, c'est-à-dire appartenant, au sein d'une même grande unité géomorphologique, à un ensemble de tesselas voisines ou en contact. »

On ne note pas de divergences fondamentales entre l'école franco-espagnole et l'école allemande au sujet de la géosigmassociation

Le niveau chorologique.— En intégrant les grandes caténa, on aborde les domaines phytogéographiques (district, secteur, province, région, royaume). TUXEN (1979) avait proposé la dénomination d'« holosigmetum » pour désigner le sommet de l'intégration de géosigmassociations.

NOUVELLES PROPOSITIONS

Le niveau sérial s. I.— Amené à réfléchir sur la signification paysagère des concepts de sigmassociation et de géosigmassociation à la suite d'une étude concrète du paysage végétal dans la région d'Aletsch (Valais, Suisse) (BEGUN & THEURILLAT, 1982, 1984 ; THEURILLAT, 1991a & b, à paraître a & b), il nous est apparu qu'ils ne permettaient pas une analyse suffisamment fine, ce qui nous a poussé à élaborer des niveaux de perception plus précis (voir THEURILLAT, 1991, à paraître a & b).

Sur le plan sériel, nous avons distingué deux niveaux d'intégration de la végétation. Ils correspondent respectivement aux conceptions de TUXEN et de RIVAS-MARTINEZ qu'ils mettent en relation.

Le premier niveau, la **sigmassociation s. str.**, dont la conception est proche de celle de TUXEN, correspond à une combinaison répétitive théorique particulière de groupements végétaux en complexes de végétation qui se retrouvent au sein de tesselas semblables. Suivant le degré d'hémérobie de la végétation (SUKOPP, 1972), on distingue des sigmassociations primaires, secondaires et tertiaires (conception de TUXEN exposée plus haut). La tessela est définie comme un territoire très homogène du point de vue de la dynamique et de la structure de la végétation, de même que du point de vue géomorphologique, pédologique et de son utilisation éventuelle par l'homme ; sa potentialité végétale est unique. Dans nos régions, l'extension spatiale de la tessela en milieu primaire ou secondaire est plus ou moins de l'ordre de l'hectare, de (0,1-) 1-5 (-10) ha. Topographiquement, on la délimitera à l'échelle 1 : 10 000^{ème}, à l'aide notamment de la pente et de l'exposition qui doivent être uniformes dans toute la tessela. La figure 1 illustre la délimitation d'une tessela portant un complexe de végétation secondaire dans la région d'Aletsch.

Cette conception de la sigmassociation permet une analyse précise et individualisée des paysages de substitution, notamment secondaires. Cela n'est pas possible en appliquant la conception de RIVAS-MARTINEZ, car les paysages de substitution sont englobés sans distinction au sein de la série, où leur individualité ne peut pas ressortir. Cette situation peut alors conduire au paradoxe de parler d'un « paysage de la hêtraie » pour un paysage de substitution où il n'existe plus aucune hêtraie, simplement par le fait que la hêtraie est considérée comme étant la végétation climacique de ce paysage. En outre, il est très probable que, dans la conception de RIVAS-MARTINEZ, la potentialité végétale de la tessela ne soit pas tout à fait identique dans toutes ses différentes parties. De ce fait, la tessela chez RIVAS-MARTINEZ pourrait potentiellement contenir plusieurs sous-associations (sous-séries) différentes d'une même association (série). (A propos de l'isopotentialité, voir la discussion de KOWARIK, 1987).

La conception de RIVAS-MARTINEZ garde néanmoins tout son intérêt dans une approche plus dynamique de la végétation, où on ne considère que la potentialité de l'association climacique (de la série) dans son ensemble. Nous avons appelé **macrosigmassociation** la sigmassociation sensu RIVAS-MARTINEZ. Elle correspond de fait à une réunion de sigmassociations s. str. (primaires, secondaires,

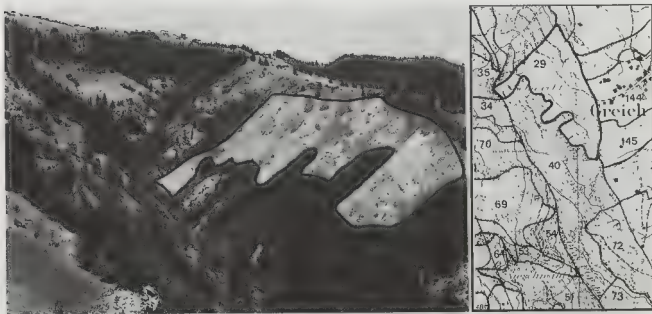


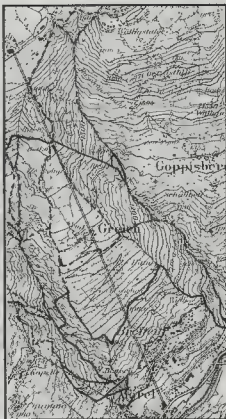
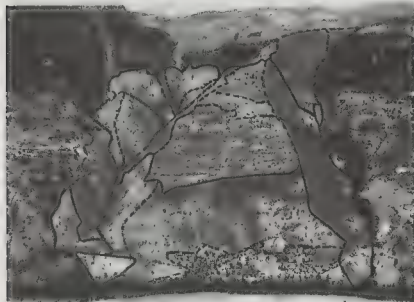
FIG. 1. Illustration d'une tessela d'un ravin (29) de « étage montagnard » dans la région d'Aletsch (Valais, Suisse), avec sa délimitation topographique à l'échelle 1 : 10 000. Le complexe de végétation secondaire correspond à une sigmassociation secondaire.

Illustration of a « tessela » into a ravine at the mountain level in the Aletsch region (Valais, Switzerland), with its topographical delimitation on a scale of 1 : 10 000. The complex of secondary vegetation corresponds to a secondary sigmassociation
(Plan reproduit avec l'autorisation du Service des mensurations cadastrales du 18. 4. 1991.)

FIG. 2.— Illustration de macroteselas à l'étage montagnard dans la région d'Aletsch (Valais, Suisse), avec leurs délimitations topographiques à l'échelle 1 : 25 000. Les limites en tirets indiquent que les macroteselas supportent des complexes de végétation appartenant à la même géosigmassociation (série).

Illustration of « macroteselas » at the mountain level in the Aletsch region (Valais, Switzerland) with their topographical delimitations on a scale of 1 : 25 000. The dashed limits indicate that the « macroteselas » support vegetation complexes belonging to the same geosigmassociation (series).

(Plan reproduit avec l'autorisation de l'Office fédéral de topographie du 8. 4. 1991.)



voire tertiaires) appartenant à une même série, dans un cadre géomorphologique homogène, la macrotesela (c'est-à-dire la « tesela » *sensu* BOLOS, 1963). Topographiquement, l'échelle 1 : 25 000 est suffisante pour délimiter les macroteselas (FIG. 2).

Le niveau caténal s. l.— Telle qu'elle avait été conçue jusqu'à présent, la géosigmassociation manquait d'un cadre défini, aussi bien chez TÜXEN que chez RIVAS-MARTINEZ et chez GÉHU. En effet, l'extension spatiale d'une caténa peut varier considérablement, comme l'illustre la figure 3, où trois grands types de caténas ont été représentés. Le premier, ou type « écologique », correspond à une zonation. Le deuxième, ou type « topographique » (« géographique »), correspond à une « caténa de caténas ». Le troisième, ou type « microgéomorphologique », est un cas particulier, extrême, correspondant à une caténa de milieux spécialisés presque toujours monoassociatifs, de superficie restreinte, et occupant un accident du relief. La caténa microgéomorphologique peut être soit de nature écologique (zonation)

(caténa « microécologique »), soit de nature topographique (caténa « microtopographique »).

Afin de mettre en évidence les complexes paysagers de ces différentes caténas (appelés aussi « géocomplexes »), nous avons proposé de les nommer de manière distincte. Nous avons ainsi reconnu quatre types de géosigmassociations s. l. ou géocomplexes s. l.

a) L'« hypogéosigmassociation », ou « petite géosigmassociation », ou encore « hypogéocomplexe », correspond à un complexe paysager spécialisé d'extension spatiale réduite : parois rocheuses, éboulis, tourbières, milieux aquatiques, milieux humides, dunes... La caténa est une hypocaténa, dont l'ordre de grandeur varie de quelques dizaines de mètres carrés (microrelief) (les dimensions du relief sont indiquées selon LESER, 1977 : microrelief de 1 à 100 m ; mésorelief de 100 m à 10 km ; macrorelief > 10 km) jusqu'à l'hectare (mésorelief). L'hypocaténa correspond indistinctement à une caténa « microtopographique » ou « microécologique » (FIG. 3).

b) La géosigmassociation s. str. correspond à un complexe paysager d'extension spatiale moyenne formé

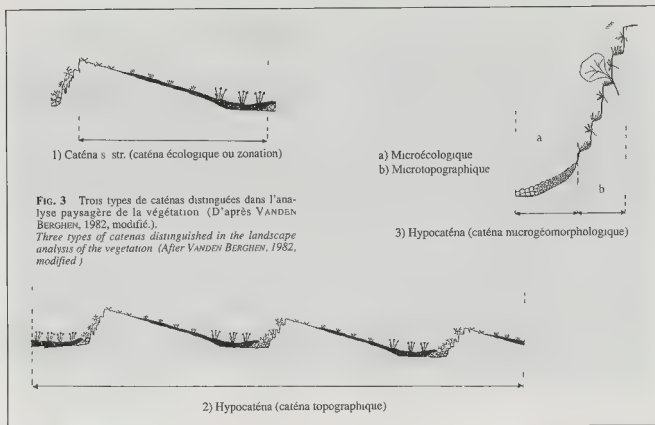


FIG. 3 Trois types de caténas distinguées dans l'analyse paysagère de la végétation (D'après VANDEN BERGHEM, 1982, modifié.).
Three types of catenas distinguished in the landscape analysis of the vegetation (After VANDEN BERGHEM, 1982, modified)

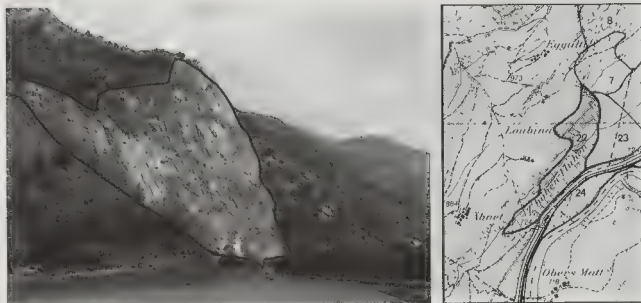


FIG. 4 Illustration d'une hypocaténa de paroi rocheuse à l'étage collinéen dans la région d'Aletsch (Valais, Suisse), avec sa délimitation topographique à l'échelle 1 : 10 000. Le complexe de végétation, ou hypogéocomplexe, correspond à une hypogéosmassociation.
Illustration of a « hypocaténa » of a cliff at the collinean level in the Aletsch region (Valais Switzerland), with its topographical delimitation on a scale of 1 : 10 000. The vegetation complex, or hypogéocomplex, corresponds to a hypogéosmassociation.
(Plan reproduit avec l'autorisation du Service des mensurations cadastrales du 18. 4. 1991)

de plusieurs sigmassociations, dont la caténa s. str. (Fig. 3 et 5) est un élément du mésorelief (de plusieurs centaines de mètres à plus d'un kilomètre de dimension). En région montagneuse, on cherchera à privilégier la toposéquence horizontale, et la caténa sera limitée à un étage de végétation dans son extension altitudinale. Les grandes ruptures de pente et les changements d'exposition marqués sont les facteurs déterminants pour la délimitation de la caténa. Topographiquement, l'échelle 1 : 25 000^{ème} est favorable pour sa distinction (Fig. 5).

c) L'« **hypergéosigmassociation** », ou « **grande géosigmassociation** », ou encore « **hypergéocomplexe** », correspond à un complexe paysager regroupant plusieurs géosigmassociations s. str. au sein d'une même unité géomorphologique. Suivant que l'on se trouve en plaine ou en montagne, l'extension spatiale de l'hypercaténa (Figs. 3 et 6) peut fortement varier, de l'ordre du kilomètre (mésorelief supérieur) à la dizaine de kilomètres (macrelief inférieur). En montagne, elle correspond à des coupures géomorphologiques remarquables, où la toposéquence verticale est privilégiée, plusieurs étages de végétation pouvant ainsi être regroupés. Le réseau hydrographique semble prépondérant dans la délimitation des

hypercaténas, du moins jusqu'à l'étage subalpin. Topographiquement, l'échelle 1 : 25 000^{ème} à 1 : 50 000^{ème} est adéquate pour la délimitation des hypercaténas (Fig. 6).

d) La « **mégagéosigmassociation** », ou « **mégagéocomplexe** », correspond à un complexe paysager supérieur incluant diverses hypergéosigmassociations au sein d'un grand élément géomorphologique (macro-relief) plus ou moins géologiquement homogène, tel un flanc entier de vallée en montagne, ou un espace interfluvial en plaine (mégacaténa). Topographiquement, l'échelle 1 : 100 000^{ème} à 1 : 500 000^{ème} est adéquate pour la délimitation des mégacaténa. La mégagéosigmassociation est le niveau supérieur de l'étape caténale. Au-delà, on passe dans les domaines phytogéographiques ou « **chorosigmassociations** » (THEURILLAT, 1991a, à paraître a & b).

La figure 7 résume les niveaux spatiaux que l'on peut distinguer dans la végétation, depuis le niveau élémentaire (unité coenologique élémentaire, BARKMAN, 1989) jusqu'aux domaines phytogéographiques. Le tableau I indique pour chaque niveau le cadre spatial et la dénomination des concepts qui s'y rapportent (fait concret, unité abstraite, élément analytique, rang hiérarchique fondamental).

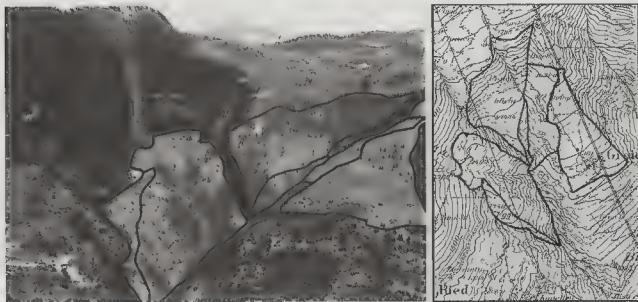


FIG. 5 Illustration de caténas s. str. à l'étage montagnard supérieur dans la région d'Aletsch (Valais, Suisse), avec leur délimitations topographiques au 1 : 25 000 qui respectent le principe de la limite d'étage de végétation. Les complexes de végétation, ou géocomplexes s. str., se rattachent à la même géosigmassociation s. str., mais à des sous-géosigmassociations différentes.

Illustration of catenas s. str. at the upper mountain level in the Aletsch region (Valais, Switzerland) with their topographical delimitations on a scale of 1 : 25 000 respecting the vegetation belt limit principle. The vegetation complexes, or geocomplexes s. str., belong to the same geosigmassociation s. str. but to different sub-geosigmassociations.

(Plan reproduit avec l'autorisation de l'Office fédéral de topographie du 9. 4. 1991.)

TABLEAU I.—Dénominations et désinences des concepts pour les principaux niveaux reconnus dans l'étude de la végétation.
Denominations and endings of concepts for the principle levels recognized in vegetation study.

Cadre spatial	Fait concret	Fait abstrait	Fait analytique	Fait théorique et désinence fondamentale (hiérarchisation typologique)	
Microhabitat	Unité cénologique élémentaire (UCE)	—	—	—	—
Microhabitat	Synusie ¹	Synon	Individu d'union	Union	- <i>etum</i>
Station	Phytocénose	Syntaxon	Individu d'association	Association	- <i>etum</i>
Tessela	Sigmatphytocénose	Sigmataxon (géosyntaxon)	Individu de sigmas- sociation	Sigmassociation	- <i>sigmetum</i>
Caténa	Géosigmatphyto- cénose	Géosigmataxon (géosyntaxon)	Individu de géosigmas- sociation	Géosigmassociation	- <i>geosigmetum</i>
Domaine phyto- géographique	Chorosigmatphyto- cénose	Chorosigmataxon (géosyntaxon)	Individu de choro- sigmassociation	Chorosigmassociation	- <i>chorosigmetum</i>

En accord avec GILLET (1986), nous utilisons le concept de synusie dans un sens concret, au même titre que phytocénose. Pour exprimer le fait abstrait, nous avons proposé, avec P. GEISLER, le terme de « synon » (THEURILLAT, 1991, à paraître c).

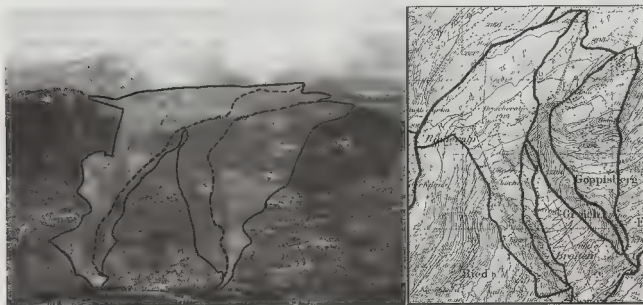


FIG. 6.— Illustration d'hypercaténas dans la région d'Aletsch (Valais, Suisse), avec leurs délimitations topographiques à l'échelle 1 : 50 000.
 Les complexes de végétation, ou hypergéocomplexes, se rattachent à deux hypergéosigmassociations.
Illustration of « hypercatenas » in the Aletsch region (Valais Switzerland) with their topographical delimitations on a scale of 1 : 50 000.
 The vegetation complexes, or hypergeocomplexes, belong to two hypergeosigmassociations.
 (Plan reproduit avec l'autorisation de l'Office fédéral de topographie du 8. 4. 1991.)

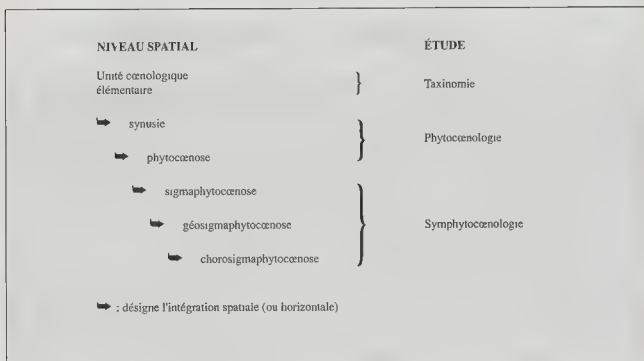


Fig. 7 Niveaux d'organisation principaux (holons) de la végétation. *Principal organisation levels of the vegetation (holons)*

DISCUSSION

L'affinement des conceptions, tel que proposé ci-dessus, permet une intégration du paysage végétal basée sur une typologie précise. Cette intégration place les domaines spatiaux de la symphytocœnologie dans une perspective fractale (MANDELROT, 1989) qui se poursuit jusqu'aux niveaux les plus bas de l'analyse de la végétation (FIG. 7), comme l'a montré par ailleurs FOUCAULT (1986a & b). L'intégration spatiale, du microhabitat aux niveaux les plus élevés des complexes de végétation des territoires phytogéographiques (FIG. 7), correspond parfaitement à la vision holistique du paysage (holarchie), où chaque niveau supporte un système végétal (TAB. I) correspondant à un « *holon* » au sens de KOESTLER (voir NAVEH & LIEBERMANN, 1984). En effet, pour chaque niveau, l'ensemble concret correspond simultanément à un tout autonome d'une part, et, d'autre part, à une partie dépendante d'une structure plus vaste. A chacun se vérifient les lois des niveaux intégrés (NAVEH & LIEBERMANN, 1984), à savoir :

- chaque niveau organise le niveau inférieur avec une qualité émergente en sus ;
- la complexité des niveaux augmente vers le haut ;
- dans toute organisation, le niveau supérieur dépend de l'inférieur ;

- pour une organisation, quelque soit son niveau, le mécanisme réside au niveau inférieur, et le propos au niveau supérieur ;

- plus le niveau est élevé, moins il y a de cas ;
- il est impossible de réduire un niveau supérieur à un niveau inférieur ;

- chaque niveau est un objet d'une partie fonctionnelle structurale spécifique de l'objet du niveau supérieur (loi volumétrique de l'inclusion spatiale).

Dans les régions où le relief est varié, comme en région de montagne par exemple, nous pensons que notre système est apte à fournir un cadre spatial précis en écologie du paysage, à la place du géosystème de Sochava préconisé par BERTRAND (1968), ou à la place de l'écocomplexe (BLANDIN & LAMOTTE in LAMOTTE, 1984 ; BLANDIN & LAMOTTE, 1988). Comme nous l'avons souligné ailleurs (THEURILLAT, 1991, à paraître a & b), les notions d'écocomplexe et de géosystème ne résolvent pas la question de l'ambiguïté spatiale dans l'analyse du paysage, car elles privilégient d'abord l'approche fonctionnelle du paysage. Toutefois, notre approche n'a pas pour but premier la réalisation d'une typologie paysagère, comme la terminologie pourrait le laisser supposer. Notre souci a été bien plus de définir de manière plus rigoureuse ce que nous considérons comme les principaux niveaux de perception du paysage en région

montagneuse, afin de permettre des comparaisons entre des niveaux de même ordre de grandeur, ainsi que des réunions (intégrations) comparables d'éléments de même niveau ou de niveaux différents. De cette manière, nos propositions vont dans le sens de l'approche « écologie du paysage » des complexes de végétation, selon SCHWABE (1990). Cette approche privilégie l'étude des complexes de végétation dans des compartiments relativement homogènes du paysage, réunis de manière abstraite en types paysagers.

Notre approche pourrait s'avérer utile dans les études biocénologiques, et notamment dans les relations faune-végétation qui pourraient bénéficier de cadres spatiaux plus précis, comme le relèvent KRATOCHWILL (1987), SCHWABE (1988), et comme le montrent les études ornithologiques de RENEVEY (1984), de FREY (1989a & b) dans la région d'Aletsch, ou, en Allemagne, celles de SEITZ (1982, 1988, 1989) dans les environs de Karlsruhe et de Freiburg i. Br., et celles de SCHWABE-KRATOCHWILL & MANN (1989) dans le Schwarzwald.

Nous pensons que les niveaux définis peuvent aussi servir avec profit comme cadres spatiaux dans toutes les questions d'aménagement du territoire et de la protection de la nature, quelque soit l'échelle concernée. Les possibilités d'intégration d'un niveau à l'autre autorisent en outre une grande souplesse d'utilisation.

Notre approche permet aussi de réaliser une typologie du paysage, à la manière de l'école de Braun-Blanquet, qui, en phytocénologie, a réalisé un synsystème permettant de classer les groupements végétaux sur la base d'espèces caractéristiques et différentielles. En réunissant par exemple des sigmassociations de paysages semblables provenant de régions différentes, on pourra, à l'aide de syntaxons « caractéristiques » et « différentiels » (associations, alliances, ordres, classes) établir un système hiérarchique du paysage végétal, comme cela a été fait pour les paysages côtiers (GÉHU, 1976, 1978 ; GÉHU & GÉHU-FRANCK, 1989), ou pour les paysages riverains (TÖXEN, 1978b). Toutefois, on constate qu'il y a fort peu de groupements caractéristiques permettant de réunir des sigmassociations voisines en une unité hiérarchique supérieure. Ce constat est d'autant plus frappant que le niveau d'intégration est plus élevé. Pour parvenir à une hiérarchisation, il faut réunir les relevés paysagers sur une autre base que le partage des mêmes éléments constitutifs (THEURILLAT, 1991a, à paraître b).

On nous fera sans doute remarquer que les cadres spatiaux des différents niveaux (tessela, hypocaténa, caténa s. str., etc.), que nous affirmons être plus précis que les cadres spatiaux de conceptions antérieures, ne sont pas définis de manière très rigoureuse, les critères de délimitation étant entourés d'un certain « flou ». Sans le nier, nous nous permettons de rappeler qu'on se trouve confronté ici à la problématique même de l'analyse du paysage. Si les unités discrètes du paysage étaient aisément distinguables,

l'analyse du paysage ne serait pas aussi complexe qu'elle ne l'est - au point qu'on puisse douter de sa validité et ceci d'autant plus que l'on prend en considération de grandes étendues. Nous sommes conscients également que la terminologie employée pourra apparaître rébarbative, voire rédhutoire, pour des personnes non initiées ou non acquises à l'analyse du paysage végétal. Sur ce point, nous pensons que l'important réside avant tout dans la conception proposée. C'est à ce niveau que nous invitons le lecteur intéressé par l'analyse du paysage à réfléchir en priorité. Comme dans bien d'autres domaines, les termes utilisés ne sont qu'un moindre mal, nécessaire malgré tout pour tenter d'exprimer la réalité perçue.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement Mme M. SHAYA, Genève, pour son aide dans la traduction anglaise du résumé et des légendes, ainsi que Mme M. KOLAKOWSKI, CJB, Genève, pour les tirages photographiques. Nous sommes également très redevables à MM. P. BLANDIN (Paris) et P. JULVE, (Lille) pour une lecture critique du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ANSSEAU, C. 1985. - Les unités symphytosociologiques, bases de l'analyse du paysage. In : BERDOULAY, V. & M. PHILIPPS (éds.), *Paysage et système* Editions de l'Université d'Ottawa : 33-38.
- ANSSEAU, C. & M. M. GRANDTNER (1991). - Synassociations de trois secteurs collinaires du Québec méridional. *Phytocénologie*, 19 : 429-444.
- BARKMAN, J. J. 1989. - Fidelity and character-species, a critical evaluation. *Vegetatio*, 85 : 105-116.
- BÉGUIN, C. & O. HEGG (1975). - Quelques associations d'associations (sigmassociations) sur les anticlinaux jurassiens recouverts d'une végétation naturelle potentielle (essai d'analyse scientifique du paysage). *Doc. Phytosociol.*, 9-14 : 9-18.
- BÉGUIN, C. & J.-P. THEURILLAT 1982. - Analyse de la végétation et du paysage de la région d'Aletsch. *Fachbeir. Schweiz. MAB-Inf.*, 11 : 44 p.
- BÉGUIN, C. & J.-P. THEURILLAT 1984. - Landschaftsökologische Studie in der Region Aletsch (MAB 6) nach einer modifizierten symphytosociologischen Methode. *Verh. Ges. Ökol.*, 12 : 149-157.
- BERTRAND, G. 1968. - Paysage et géographie physique globale. Esquisse méthodologique. *Rev. Géogr. Pyrénées Sud-Ouest*, 39 : 249-272.
- BLANDIN, P. & M. LAMOTTE 1984. - Ecologie des systèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques. In : LAMOTTE, M. (éd.), *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*. Masson, Paris : 175 p.
- BLANDIN, P. & M. LAMOTTE 1988. - Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'éco-complexe. *Bull. Ecol.*, 19 : 547-555.
- BOLOS, O. DE (1963). - Botánica y geografía. *Mem. Real Acad. Ci. Barcelona* 34 : 443-480.
- BRUN-BLANQUET, J. 1928. - *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer, Berlin. 330 p.
- DU RIETZ, G. E. 1917. - Några synpunkter på den synökologiska vegetationsbeskrifningens terminologi och metodik. *Svensk Bot. Tidskr.*, 11 : 51-71.
- FOUCAULT, B. DE 1986a. - Fractals, géomorphologie et phytosociologie fondamentale. *Colloques Phytosociol.*, 13 : 85-100.

- FOUCAULT, B. DE 1986b. - *La phytosociologie stigmatiste : une morphophysique* Laboratoire de Botanique, Université de Lille II : 147 p.
- FREY, M. 1989a. - Brutbiologie des Hänflings *Carduelis cannabina* unter den Einflüssen des Gebirgsklimas. *Ornithol. Beobachter*, 86 : 265-289.
- FREY, M. 1989b. - Nahrungsökologie und Raumnutzung einer subalpinen Population des Hänflings *Carduelis cannabina*. *Ornithol. Beobachter*, 86 : 291-305.
- GEHU, J.-M. 1976. - Sur les paysages végétaux ou stigmassociations des prairies salées du nord-ouest de la France. *Doc. Phytosociol.*, 15 18 : 57-62.
- GEHU, J.-M. 1978. - Premiers éléments pour un stigmasystème des dunes sèches holartiques. *Ber. Int. Symp. Int. Vereinigung Vegetationsk.*, 1977 : 267-272.
- GEHU, J.-M. 1987. - Des complexes de groupements végétaux à la phytosociologie paysagère contemporaine. *Inf. Bot. Ital.*, 18 : 53-83.
- GEHU, J.-M. & GEHU FRANCK (1989). - Phytosociologie paysagère des prairies salées des côtes atlantiques françaises. *Colloques Phytosociol.*, 16 : 143-156.
- GEHU, J.-M. & S. RIVAS-MARTINEZ (1981). - Notions fondamentales de phytosociologie. *Ber. Int. Symp. Int. Vereinigung Vegetationsk.*, 1980 : 5-33.
- GILLET, F. 1986. - *Les phytocénoses forestières du Jura nord-occidental. Essai de phytosociologie intégrée*. Thèse de doctorat ès Sciences, Université de Franche-Comté, Besançon : 604 p. + tab.
- KOWARIK, I. 1987. - Kritische Anmerkungen zum theoretischen Konzept der potentiellen natürlichen Vegetation mit Anregungen zu einer zeitgemässen Modifikation. *Tuexenia*, 7 : 53-67.
- KRATOCHWIL, A. 1987. - Zoologische Untersuchungen auf pflanzensoziologischem Raster-Methoden, Probleme und Beispiele biozoologischer Forschung. *Tuexenia*, 7 : 13-51.
- LESER, H. 1977. - *Feldund Labormethoden der Geomorphologie*. Gruyter, Berlin : XVIII, 446 p.
- MANDELBROT (1989). - *Les objets fractals* (éd. 3). Flammarion, Paris : 268 p.
- NAVEH, Z. & A. S. LIEBERMAN (1984). - *Landscape ecology*. Springer, Heidelberg : XVIII, 356 p.
- OSVALD, H. 1923. - Die Vegetation des Hochmoores Kormose. *Svenska Växtsociol. Sällsk. Handl.*, 1 : 436 p. + 4 pl. + 2 cartes.
- PIGNATTI, S. 1980. - I complessi vegetazionali del Triestino. *Stud. Geobot.*, 1 : 131-147.
- RENEVEY, B. 1984. - *Evaluation ornitho-écologique du paysage de la région d'Aletsch*. Fachbeitr. Schweiz. Mab-Inf. 20 : 53 p. + 2 cartes.
- RIVAS-MARTINEZ, S. 1976. - Sinfitosociologia, una nueva metodología para el estudio del paisaje vegetal. *Anales Inst. Bot. Cavanilles*, 33 : 179-188.
- RIVAS MARTINEZ, S. 1985. - *Biogeografía y vegetación*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid : 103 p.
- SCHMITHUSEN, J. 1948. - « Fliesengefüge der Landschaft » und « Ökotoop ». *Ber. Deutsch. Landesl.*, 5 : 74-83.
- SCHMITHUSEN, J. 1959. - *Allgemeine Geographie*. Lehrbuch Allgemeinen Geographie 4. Gruyter & Co, Berlin : 261 p. + 1 carte.
- SCHMITHUSEN, J. 1968a. - Der wissenschaftliche Landschaftsbegriff. *Ber. Int. Symp. Int. Vereinigung Vegetationsk.*, 1963 : 23-43.
- SCHMITHUSEN, J. 1968b. - *Allgemeine Geographie* (éd. 3). Lehrbuch Allgemeinen Geographie 4. Gruyter & Co, Berlin : 463 p.
- SCHWABE, A. 1988. - Erfassung von Kompartimentierungsmustern mit Hilfe von Vegetationskomplexen und ihre Bedeutung für zoözoologische Untersuchungen. *Mit. Badischen Landesver. Naturk. Naturschutz NF.*, 14 : 621-629.
- SCHWABE, A. 1990. - Stand und Perspektiven der Vegetationskomplex Forschung. *Ber. Reinhold Tüxen Ges.*, 2 : 45-60.
- SCHWABE-KRATOCHWIL, A. & P. MANN 1989. - Eignung von Vegetationskomplex-Aufnahmen für die Beschreibung von Vogelhabitaten, gezeigt am Beispiel der Zippammer (*Emberiza cia*) im Sudschwarzwald. *Verhandl. Ges. Ökol.*, 19 (1). Tagungsleiter und Kurzfassung der Vorträge : 97.
- SEITZ, B.-J. 1982. - Untersuchungen zum Koizidenz von Vogelmischungen und Vegetationskomplexen im Kaiserstuhl-Rebgegend. *Tuexenia*, 2 : 233-255.
- SEITZ, B.-J. 1988. - Zur Koizidenz von Vegetationskomplexen und Vogelmischungen im Kulturland. Untersuchungen im südwestdeutschen Hügelland. *Phytocoenologia*, 16 : 315-390.
- SEITZ, B.-J. 1989. - Beziehungen zwischen Vogelwelt und Vegetation im Kulturland. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg*, 54 : 234 p. + 6 tab.
- SUKOPP, H. 1972. - Wandel von flora und Vegetation in Mitteleuropa unter dem Einfluss des Menschens. *Ber. Landw. NF.*, 50 : 112-139.
- THEURILLAT, J.-P. 1991a. *Etudes symphytocoenologiques dans la région d'Aletsch (Valais, Suisse)*. Thèse de doctorat ès Sciences, Université de Bern : 398 pp. + 40 tab. + 5 cartes.
- THEURILLAT, J.-P. 1991b. - Toposéquence paysagère dans la région d'Aletsch (Valais, Suisse) : méthodologie et possibilités d'applications pratiques. *Colloques Phytosociol.*, 17 : 221-231.
- THEURILLAT, J.-P. (à paraître a). - *Symphytocoenologie : du paysage végétal aux divisions phytogéographiques*. Colloque de Biogéographie et d'Ecologie Alpine, La Thuile, 1989.
- THEURILLAT, J.-P. (à paraître b). - *Etudes symphytocoenologiques dans la région d'Aletsch (Valais, Suisse)*. *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz* 68.
- TÜXEN, R. 1956. - Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. *Angew. Pflanzensoziol., Stollzenau*, 13 : 5-42 + 9 tab.
- TÜXEN, R. 1973. - Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebieten. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.*, 19 : 379-384.
- TÜXEN, R. 1978a. - Bemerkungen zu historischen, begrifflichen und methodischen Grundlagen der Synsoziologie. *Ber. Int. Symp. Int. Vereinigung Vegetationsk.*, 1977 : 3-11.
- TÜXEN, R. 1978b. - Versuch zur Sigma-Symaxonomie mitteleuropäischer Flusstal-Gesellschaften. *Ber. Int. Symp. Int. Vereinigung Vegetationsk.*, 1977 : 273-286.
- TÜXEN, R. 1979. - Sigmeten und Geosigmeten, ihre Ordnung und ihre Bedeutung für Wissenschaft, Naturschutz und Planung. *Biogeographie*, 16 : 79-92.
- VANDEN BERGHEM, C. 1982. - *Initiation à l'étude de la végétation* (éd. 3). Jardin Botanique National de Belgique, Meise : 263 p.

APPROCHE SPATIALE DES PHÉNOMÈNES ÉCOLOGIQUES : ÉCHELLES ET HIÉRARCHIE*

Françoise BUREL¹, Jacques BAUDRY², Philippe CLERGEAU¹, Pierre CONSTANT¹, Marie-Christine EYBERT¹

¹Université de Rennes 1, Laboratoire d'Évolution des Systèmes Naturels et Modifiés,
Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex

²Institut National de la Recherche Agronomique, Département de Recherches
sur les Systèmes Agraires et le Développement, 14170 Leury

SUMMARY (review paper)

SPATIAL ANALYSIS OF ECOLOGICAL PROCESSES : HIERARCHIES AND SCALES.

The spatial analysis of ecological data uses tools and concepts which are not common to this scientific field. From already published results we outline an approach to landscape study that employs a hierarchical paradigm and multiple scale analysis techniques.

KEY WORDS : Scale - Land use - Population biology - Hierarchy - Landscape ecology.

RÉSUMÉ (article de synthèse)

La prise en compte de l'espace dans l'analyse des données écologiques nécessite l'utilisation de méthodes et de concepts jusque là peu utilisés dans cette discipline. À partir de quelques exemples nous présentons les apports de la théorie de la hiérarchie et des changements d'échelle dans l'étude des paysages anthropisés.

MOTS CLÉS : Échelle - Biologie de population - Hiérarchie - Écologie du paysage.

INTRODUCTION

La prise en compte de l'espace est récente en écologie, l'écosystème étant un concept fonctionnel a-spatial (SHUGART 1990). Ce concept est inopérant dans l'étude d'espaces continus tels que les écotones ou les paysages. Le développement de l'écologie du paysage, en mettant en avant le rôle de l'espace topologique dans le contrôle des processus écologiques, souligne l'importance de l'aire, aussi bien que du niveau de résolution de l'étude sur la perception des phénomènes et la recherche de causalités

(SUGIHARA & MAY, 1990 ; TURNER & GARDNER, 1991 ; O'NEILL *et al.*, 1991 ; KOLASA & PICKETT, 1991). Par ailleurs la conjonction de l'écologie du paysage et de la théorie de la hiérarchie (ALLEN & STARR, 1982 ; O'NEILL *et al.*, 1986) confirme que la perception des phénomènes est fonction de la durée de l'étude et de la taille de l'espace concerné : il y a dépendance d'échelle (WIENS, 1989).

Les paysages sont des systèmes complexes dans lesquels se déroule toute une série de phénomènes écologiques ayant chacun une échelle spatio-temporelle propre.

La théorie de la hiérarchie (ALLEN & STARR, 1982 ; O'NEILL *et al.*, 1986 ; URBAN *et al.*, 1987 ; WIENS, 1990 ; MAY, 1989 ; BAUDRY, 1991a) est un cadre conceptuel approprié pour traiter des ensembles de phénomènes prenant en compte plusieurs échelles d'espace et de temps. Ses deux prédictions essentielles sont i) il existe une corrélation entre les échelles de temps et d'espace. Les phénomènes se déroulant sur de grands espaces sont beaucoup plus lents que ceux qui interviennent sur de petits espaces et ii) les niveaux d'organisation sont essentiellement caractérisés par les vitesses de fonctionnement des phénomènes. On en déduit que des phénomènes ayant des vitesses de fonctionnement très différentes interagissent peu. Aux niveaux supérieurs de la hiérarchie les phénomènes se déroulent sur des pas de temps longs et de grands espaces, alors qu'aux niveaux inférieurs il s'agit de phénomènes plus rapides et locaux (KOESTLER, 1967).

Si dans le domaine du vivant, les niveaux d'organisation sont relativement faciles à définir, tout au moins jusqu'au niveau de l'organisme (MACMAHON *et al.*, 1978), il n'en est pas de même dans l'espace. Il n'y a pas de niveau spatio-temporel universel et défini *a priori*, on ne peut les reconnaître qu'*a posteriori*, en fonction du processus écologique étudié. Les éléments d'un système hiérarchique sont organisés en niveaux qui sont définis à une échelle donnée, par des facteurs d'organisation qui leur sont propres (O'NEILL, 1989). Ces niveaux peuvent être considérés comme autonomes, et peuvent, sous certaines conditions, être étudiés indépendamment (AUGER, 1992). Si trop de niveaux sont analysés de façon simultanée, l'information pertinente de chacun est brouillée par les signaux des autres qui sont perçus comme un bruit blanc.

Cependant pour comprendre un phénomène il faut toutefois prendre en compte plusieurs niveaux de la hiérarchie. Les niveaux supérieurs ont un rôle contraignant en fixant un cadre au déroulement des processus. Les niveaux inférieurs imposent des conditions limitantes liées par exemple à la nature des éléments dans une hiérarchie emboîtée.

Les événements à un niveau donné ont une fréquence naturelle particulière. Au sein du paysage on peut identifier toute une gamme d'échelles auxquelles se rapportent les processus. La théorie hiérarchique prédit qu'il n'y a pas un continuum dans les échelles mais un certain nombre de valeurs distinctes. Ainsi, KRUMMEL *et al.* (1987) montrent que la forme des éléments boisés du paysage, mesurée par leur dimension fractale, ne se répartit pas de façon continue le long d'un gradient, mais oscille autour de deux valeurs. Ces deux types de forme correspondent à deux genèses différentes. Les petits bois de forme simple sont déterminés par des contraintes foncières, alors que les plus grands dépendent des contraintes du milieu physique. Les processus qui ont engendré ces bois peuvent donc être répartis en deux classes distinctes.

Les structures spatiales apparentes, donc l'hétérogénéité, les voisinages, la connectivité, les coefficients de percolation sont fonction de l'échelle de résolution de l'étude (TURNER *et al.*, 1989). Un paysage peut être homogène au 1/25 000^{ème} et hétérogène au 1/10 000^{ème}. Ceci peut être montré par l'étude d'un transect paysager à différentes échelles (MILNE, 1991).

Notre objectif dans cet article est d'illustrer à l'aide de travaux déjà publiés, la pertinence des concepts que nous venons d'exposer. Il s'agit de travaux menés dans l'Ouest de la France, en milieu rural, ayant pour problématique commune de relier la structure et la dynamique du paysage à l'occupation de l'espace par différentes espèces animales et végétales. Les paysages étudiés sont des bocages ; ils sont définis par la présence d'un réseau de haies vives reliées à des zones incultes, landes ou bois (INRA *et al.*, 1976). L'évolution des pratiques agricoles depuis 1950 a entraîné des bouleversements importants tant dans le réseau bocager (LEFEUVRE, 1979 ; BAUDRY & BUREL, 1984) que dans la nature de l'utilisation des terres (BAUDRY, 1991b). Cette évolution conduit soit à une intensification qui s'accompagne d'une ouverture du milieu et d'une augmentation des productions agricoles, soit à la déprise agricole, par abandon progressif des terres.

La répartition spatiale des espèces varie selon la taille de leur domaine vital et de leurs capacités de dispersion (WIENS, 1989 ; BUREL, 1991 ; MAY & SOUTHWOOD, 1991), et en fonction des changements de structure du paysage. Dans une première partie nous montrerons comment les changements d'échelle, dans l'analyse des données, permettent la mise en évidence de niveaux d'organisation de ces répartitions. Nous nous appuierons d'une part sur des travaux menés en Bretagne sur la diffusion des coléoptères carabiques forestiers en zone bocagère à la périphérie d'un massif forestier, et d'autre part sur la dynamique de la végétation dans un secteur en déprise, dans le Pays d'Auge. La seconde montrera le changement d'échelle d'un phénomène en relation avec la dynamique d'un paysage. Cet aspect sera illustré par le suivi de l'utilisation de l'espace par une population de Linotte mélodieuse après un remembrement. Enfin, l'utilisation du paradigme hiérarchique sera illustré par l'occupation de l'espace par les étourmeaux, depuis la station jusqu'au paysage.

LES CHANGEMENTS D'ÉCHELLE

L'échelle spatiale des données écologiques sur un espace continu peut être définie par deux composantes : i) le degré de résolution qui est l'échelle des géographes (1/5.000, 1/25.000...) et qui représente la distance entre deux sites d'échantillonnage, et ii) l'étendue de l'aire d'étude (TURNER *et al.*, 1989) dont dépend l'hétérogénéité de l'ensemble étudié. Le changement d'échelle peut se

faire soit au moment de la récolte des données par des plans d'échantillonnage appropriés, soit au moment de l'analyse des données, par aggrégation des sites étudiés. Il permet de sélectionner, sur une gamme d'échelles, celles qui correspondent à des changements de niveaux d'organisation, c'est à dire de changements dans la nature des facteurs d'organisation (SENFT *et al.*, 1987 ; WIENS & MILNE, 1989).

CHANGEMENT D'ÉCHELLE DANS LA RÉCOLTE DES DONNÉES : ORGANISATION DES PEUPEMENTS DE COLÉOPTÈRES CARABIQUES DANS UN PAYSAGE BOCAGER

La distribution spatiale des coléoptères carabiques à partir d'une forêt source d'espèces a été étudiée dans un paysage agricole. Le bocage est caractérisé par la présence d'un certain nombre d'espèces forestières dans les haies (THIELE, 1964 ; POLLARD *et al.*, 1974 ; FORMAN & BAUDRY, 1984). L'hypothèse de départ était que les haies servaient de corridor pour la dispersion des espèces forestières, à partir des massifs forestiers. Le processus de dispersion étant progressif et les risques d'extinction d'autant plus élevés que l'on se trouve loin de la source, l'existence d'un gradient d'abondance des espèces forestières en liaison avec la distance à la forêt a été testée.

La mise en évidence d'un gradient spatial nécessite la prise en compte d'un espace continu afin de révéler des auto-corrélations spatiales. Le compromis entre la taille de la zone étudiée et l'effort d'échantillonnage s'est traduit par deux protocoles d'échantillonnage. Le premier prend en compte une zone bocagère adjacente à la forêt domaniale de Rennes, longue de 1.5 km et large de 800 m. Toutes les haies ont été échantillonnées, en prenant un point tous les 50 m. Le second est un transect de 20 km de long, appuyé sur la première zone d'étude. Les sites de piégeage sont répartis régulièrement tous les 2 km.

L'hypothèse d'organisation des peuplements de carabiques en fonction de la distance à la lisière forestière est confirmée dans la première zone (BUREL 1989, 1991). Elle dépend de l'utilisation différenciée de l'espace agricole par des espèces « strictement forestières » (FORMAN *et al.*, 1976 ; FREEMARK & MERRIAM, 1986 ; ROBBINS *et al.*, 1987), des espèces « péninsules » (SIMPSON, 1969 ; MILNE & FORMAN, 1986 ; FORMAN & GODRON, 1986) et des espèces « corridors » (BENNETT, 1990 ; MERRIAM & LANOUÉ, 1990 ; SAUNDERS & HOBBS, 1991). Seules les dernières sont présentes sur toute la zone d'étude, elles utilisent les haies comme corridor de dispersion et sont capables de s'y reproduire (PETIT, 1991).

Les données recueillies sur le transect sont en accord avec ces premiers résultats, seules les espèces « corridor » sont présentes au delà du premier site de piégeage, elles sont trouvées jusqu'à l'extrémité du transect. Dans cet

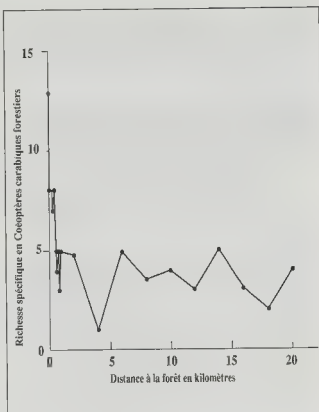


FIG. 1.— Modèle de distribution spatiale des coléoptères carabiques en fonction de la distance à la forêt

espace éloigné de la forêt, leur abondance dépend de facteurs stationnels, et varie de façon chaotique en dessous d'un seuil (FIG.1).

Ce double échantillonnage nous a permis d'identifier deux facteurs d'organisation des peuplements de carabiques, correspondant à deux niveaux définis spatialement. Le premier protocole ne pouvait pas montrer la dépendance des espèces « corridor » aux conditions locales. Le second ne permettait pas de reconnaître le gradient d'organisation en fonction de la distance à la forêt. La théorie de la hiérarchie (O'NEILL *et al.*, 1986) prédit que les niveaux sont fonctionnellement dépendants les uns des autres. Dans notre travail de telles relations n'apparaissent pas systématiquement. La distribution spatiale des peuplements de carabiques est un phénomène complexe, les facteurs explicatifs sont de nature si variée selon les niveaux qu'il est difficile de les relier entre eux. Par exemple, dans la zone située loin de la lisière forestière, les différenciations dues aux phénomènes d'extinction et de colonisation, sont masquées par l'ancienneté et la pérennité du bocage. Nous avons donc identifié, selon les niveaux des

facteurs d'ordres différents, qui ne sont pas dépendants les uns des autres. Nous reconnaissons à la décomposition en niveaux spatialement emboîtés, une valeur heuristique certaine, bien que la théorie de la hiérarchie ne soit pas applicable à notre démarche

CHANGEMENT D'ÉCHELLE A POSTERIORI, UTILISATION DES ANALYSES MULTIVARIÉES POUR L'ANALYSE DES CHANGEMENTS DANS LE COUVERT PRAIRIAL EN ZONE DE DÉPRISE AGRICOLE

Les changements de l'activité agricole se font au niveau de la parcelle (abandon, modification de la charge en bétail, de l'entretien, labour...), du paysage, voire de la région

Les travaux sur les conséquences écologiques de la déprise montrent qu'une utilisation extensive, mal maîtrisée, des prairies permanentes entraîne des changements à des échelles stationnelles très fines. Des taches nouvelles de végétation de quelques m² apparaissent : taches de graminées non pâturées, de ronces, de fougère ... ayant une flore et une faune spécifique (ASSELIN & BAUDRY, 1989 ; BAUDRY, 1989 ; BAUDRY & ASSELIN 1991).

Nous rapportons ici les résultats concernant la similitude entre les taches de déprise et les éléments non cultivés préexistants du paysage (BAUDRY, 1989).

L'étude a porté sur onze parcelles bocagères contiguës ; la liste floristique de l'ensemble des haies et bosquets de ce paysage a été dressée, de même que celle de quatre à cinq ronciers par parcelle. La carte factorielle espèces x relevés de haies définit un référentiel des espèces potentiellement disponibles pour coloniser les taches de déprise. Les relevés des haies d'une part et les taches de déprise d'autre part, ont été agrégés pour ne constituer qu'un seul relevé. Les 22 agrégats ont été projetés dans l'espace factoriel.

Une forte liaison entre l'ordination des agrégats de déprise et des agrégats de haies apparaît (FIG. 2). La composition floristique des taches de déprise est étroitement

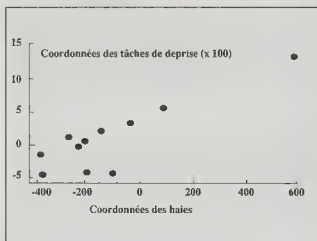


FIG. 2.— Relation entre la flore des taches de déprise et la flore des haies adjacentes (les relevés des haies et des taches de déprise sont agrégés à l'échelle parcellaire). Les gradients floristiques sont déterminés par les coordonnées sur le premier axe d'une analyse factorielle espèces x relevés

corrélée à la composition floristique des haies. A échelle plus fine, des différences apparaissent entre les taches d'une même parcelle, dues à la variabilité des conditions micro-locales et à la stochasticité du phénomène de colonisation (faible dimension des taches). Ceci crée un bruit de fond important qui rend difficile la prédiction de l'évolution de la végétation d'un paysage en déprise en fonction des sources potentielles d'espèces. L'échelle de résolution la plus fine n'est pas la plus pertinente.

Si l'agrégation des relevés s'est avérée pertinente, l'agrégation des espèces en types de peuplements, groupements, etc... n'a pas de sens. Comme l'a souligné MILES (1987) « *in succession it is individuals and populations that change* ». Ce ne sont pas des unités de végétation qui succèdent à d'autres unités.

TABLEAU I.— Taux d'occupation (%) des zones d'alimentation sur un secteur évalué à 305 ha (EYBERT, 1985).

	Autres cultures	Cofza	Prairies naturelles	Friches
Avant remembrement	35,3	2,6	40,4	5,5
Après remembrement	46,4	3,1	30,4	2,9

DYNAMIQUE DE PAYSAGE ET CHANGEMENT D'ÉCHELLE D'UN PROCESSUS ÉCOLOGIQUE : DISPONIBILITÉ TROPHIQUE ET RESTRUCTURATION AGRAIRE

Une population nicheuse de Linotte mélodieuse a été suivie de 1973 à 1989 sur une lande xérophile à *Erica cinerea* (TOUFFET, 1980) de 7 hectares faisant partie d'un paysage agricole bocager (EYBERT, 1980, 1986). Un remembrement communal, en 1982, a remanié le parcellaire des terres situées tout autour de la lande.

Pour se nourrir la linotte utilise les ressources présentes dans la lande mais aussi celles des zones agricoles voisines.

Le remembrement, en facilitant l'accès aux parcelles et en augmentant leur taille moyenne, a entraîné une modification dans les systèmes de culture (cf. TAB. I). On assiste à une diminution des terres en prairie et en friche au profit des cultures.

Les préférences alimentaires de la linotte ont été calculées suivant l'indice de Ivlev revu par JACOBS (1974), avant et après remembrement (tableau II). Cet indice qui a notamment été utilisé pour tester les choix d'habitat de la Pie (*Pica pica*) (MOLLER, 1982) ou du Lièvre (*Lepus europaeus*) (RICCI, 1983), permet l'estimation des préférences pour certaines parcelles ou types de culture.

L'examen de ces deux tableaux montre qu'il n'y a pas de variation dans les préférences des sites alimentaires malgré la plus faible représentation (fréquence) en surface des prairies et des friches. Les linottes restent donc fidèles dans leur choix alimentaire et renforcent même ce choix après remembrement (prairies et friches).

On assiste par ailleurs à une fuite des oiseaux des cultures autres que le colza vers les prairies et les friches dans

la mesure où après le remembrement l'intensification des pratiques agricoles sur ces parcelles tend à réduire les plantes adventices.

Avant remembrement les linottes trouvaient, dans un rayon compris entre 200 et 500 m, de quoi satisfaire leurs exigences trophiques ; après remembrement la majeure partie de la population exploite les prairies et les friches distantes de 900 à 1000 m. L'échelle de perception de l'espace a varié en fonction de l'évolution de ce paysage.

RÔLE DE DIFFÉRENTS NIVEAUX D'ORGANISATION SPATIALE DANS LA DISTRIBUTION DES ÉTOURNEAUX

La répartition spatiale des Étourneaux sansonnets, espèce déprédatrice qui se déplace aisément, dépend de facteurs différents, emboîtés dans une hiérarchie spatiale. En Bretagne, trois niveaux définis par l'activité agricole ont été identifiés (FIG. 3).

Au niveau de la station (site d'alimentation de quelques m²) la présence des étourneaux est déterminée par la disponibilité des proies (TINBERGEN, 1981). Cette disponibilité se traduit non seulement par la présence ou non des espèces proies (liée par exemple à l'action des insecticides) mais aussi par leur accessibilité pour les oiseaux [liée par exemple à la structure de la végétation prairiale (CLERGEAU, 1981)].

Au niveau de la parcelle agricole (quelques hectares), les étourneaux recherchent la présence de bovins et, en été, utilisent de façon préférentielle les parcelles ombragées de grande superficie (TAB. III). En hiver les bandes d'étourneaux exploitent préférentiellement les parcelles de grande taille.

TABLEAU II. — les préférences alimentaires de la Linotte mélodieuse (EYBERT, 1985) calculées suivant l'indice D, de IVLEV, revu par JACOBS.

$$D = \frac{r \cdot p}{r \cdot p + 2np}$$

où r = proportion d'individus dans un site alimentaire

p = proportion du site trophique dans l'ensemble de la zone d'étude

D varie de -1 à +1 et indique une sélection négative pour les valeurs comprises entre -1 et 0 et une sélection positive pour les valeurs comprises entre 0 et +1, cet indice a l'avantage d'être insensible aux variations d'abondance relative des différents types de culture

	Autres cultures	Colza	Prairies naturelles	Friche
Avant remembrement	-0.59	+0.68	+0.24	+0.68
Après remembrement	-0.86	+0.75	+0.47	+0.79

RÉPARTITION DES ÉTOURNEAUX

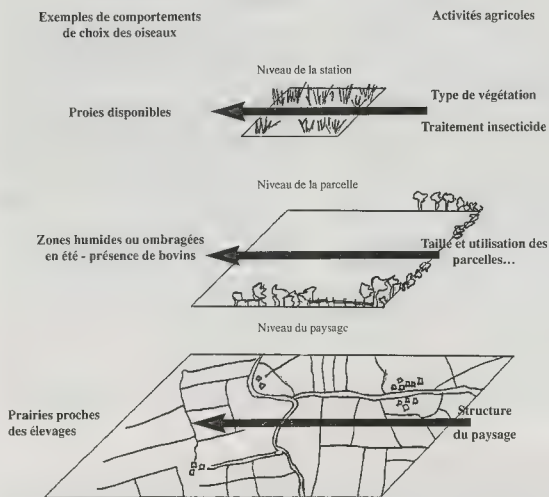


FIG. 3 - Facteurs de la répartition des étourneaux à différents niveaux d'organisation.

TABEAU III - Contribution de différents descripteurs de prairies à l'explication des variations de fréquentation par les étourneaux, exprimées par la redondance r (%). La redondance est le rapport entre l'information mutuelle entre la fréquentation et les descripteurs de milieu, et la quantité d'information ou l'entropie du milieu ; c'est une mesure de l'organisation du système (PHIPPS *et al.* 1986; ATLAN 1972)
 n : nombre de relevés parcellaires pris en compte
 - : liaison non significative

	Novembre Décembre	Janvier Février	Mars Avril	Mai Juin	Juillet Août	Septembre Octobre
N	720	1036	960	1378	936	696
Bovins	10,8	5,7	15,7	11,4	21,5	6,4
Hauteur herbe	-	9,3	4,8	4,6	12,4	-
Superficie parcelle	8,4	3,9	-	-	-	4,1
Habitation	-	1,5	5,5	3,7	-	-
Structure de la végétation	2,1	2,4	2,8	2,6	-	-
Hares	2,4	1,5	6,3	-	-	4

Au niveau du paysage (quelques km) ces oiseaux choisissent les secteurs situés à proximité des bâtiments d'élevage où ils trouvent, pendant l'hiver un complément d'alimentation. On notera donc une différence entre les zones d'élevage et les zones de grande culture. Ils privilégient les zones proches de dortsiers potentiels que sont par exemple les taillis de châtaigniers, ou les friches.

La connaissance de ces divers niveaux de la hiérarchie spatiale est un préalable à la gestion de cette population (CLERGEAU, 1989 ; 1990).

CONCLUSION - DISCUSSION

Les travaux que nous menons sur l'écologie des paysages ruraux dans l'Ouest de la France ont mis les problèmes d'échelles au cœur de nos problématiques. La réflexion sur l'articulation entre échelles et hiérarchie en écologie est d'actualité et fait l'objet d'une publication française pour la conférence des Nations Unies pour l'Environnement et le Développement à Rio (AUGER *et al.*, 1992).

L'existence de processus différents selon les niveaux spatiaux, comme dans l'exemple des étourneaux ci-dessus, a été mise en évidence par ailleurs (BLONDEL & CHOISY, 1983), et il faut maintenant dépasser cette approche « mille feuilles » de l'espace. Les différents niveaux spatiaux ne sont pas seulement superposés, ils sont en relation au sein d'une hiérarchie où la connaissance d'un phénomène à un niveau englobant peut être indispensable à la

compréhension d'un phénomène, dépendant du même processus à des niveaux englobés et vice versa (O'NEILL *et al.*, 1986).

Les niveaux d'organisation ne peuvent être définis a priori dans l'espace et dans le temps (cas de l'espace utilisé par les linottes dans un paysage en évolution), ils dépendent des processus étudiés et des facteurs qui les pilotent. Pour les cerner, il faut pouvoir adapter l'échelle et l'aire d'étude à l'échelle des processus ou des phénomènes observés. Pour cela nous utilisons une démarche qui met en œuvre des méthodes d'échantillonnage (exemple des carabiques forestiers) et d'analyse des données (exemple des plantes dans les parcelles en déprise) permettant des changements d'échelle lors de l'interprétation des observations. A partir d'un échantillonnage régulier, ou continu, de stations élémentaires, on peut diminuer l'échelle de résolution en agrégeant ces stations ; le passage de mesures d'abondance à des évaluations de présence est aussi une stratégie possible (ALLEN & WILETO, 1983). Enfin, on peut faire varier l'extension du domaine étudié en ne prenant en compte qu'une partie des stations. D'autre part la géométrie fractale (MANDELBROT, 1984) a donné lieu à des développements importants pour la description des paysages à plusieurs échelles.

La notion de fractal est très liée à la notion de paysage ; l'une des premières publications de MANDELBROT s'intitule « *How long are the coasts of Britain* » et la génération de paysages fractals est une activité courante (PEITGEN & SAUPE, 1988). Cependant il s'agit là de travaux portant sur les aspects géomorphologiques et non sur la structure éco-

logique des paysages, incluant les couverts végétaux. Dans un même domaine fractal on peut considérer les formes invariantes quelle que soit l'échelle considérée. Des travaux portant sur l'écologie de paysages ou d'éléments de paysages ont été menés par BURROUGH (1981), KRUMMEL et al. (1987), MILNE (1988, WIENS & MILNE, 1989), O'NEILL et al. (1988), PALMER (1988), SUGIHARA & MAY (1990) ont émis l'hypothèse que les facteurs d'organisation varient avec les changements dans la dimension fractale de l'objet étudié. Sur le plan écologique cette hypothèse est intéressante car les différents groupes étudiés (Carabiques, plantes, oiseaux) réagissent aux changements du paysage dans des domaines fractals différents. Ceci peut signifier qu'une modification de paysage affectant un groupe d'espèces n'affectera pas nécessairement les autres. On peut admettre qu'il y a une relation allométrique entre le poids des espèces et la taille de l'espace qu'elles utilisent (WIENS, 1990). WIENS & MILNE (1989) proposent de réaliser des expérimentations avec des organismes réagissant à des échelles fines, faciles à manipuler et d'utiliser le caractère fractal des paysages pour les extrapoler à d'autres échelles et expliquer ainsi le comportement d'autres groupes. Ces extrapolations ne peuvent cependant être que de portée limitée dans des paysages où la dimension fractale change à des échelles voisines. Par définition, l'extrapolation n'est valable que pour un domaine fractal particulier.

Dans cet article nous avons souligné l'importance des échelles d'espace et de temps dans la perception des processus écologiques. Nous avons présenté quelques méthodes pour lier échelles et hiérarchie : cette démarche est indispensable aux études écologiques au niveau du paysage, et peut être transposée à d'autres recherches.

REMERCIEMENTS

Cette note a été réalisée dans le cadre d'une recherche sur la déprise agricole financée par le comité Écologie et Gestion du Patrimoine Naturel du Ministère de l'Environnement. Merci à P. Blandin de ses critiques et commentaires sur une version antérieure du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, T.F.H., & STARR, T.B., 1982 - *Hierarchy : perspectives for ecological complexity* The university of Chicago Press, Chicago and London, 310 p.
- ALLEN, T.F.H., & WYLETO, E.P., 1983 - A hierarchical model for the complexity of plant communities. *J. Theor. Biol.* 101 : 529-540.
- ATLAN, H., 1972 - *L'organisation biologique et la théorie de l'information*. Hermann, Paris, 300p.
- AUGER, P., 1992 - Présentation de nouvelles méthodologies pour l'intégration des échelles d'espace et de temps. In AUGER, P., BAUDRY, J., & FOURNIER, F. (eds) 1992 - *Échelles et hiérarchie en écologie*. Ministères des Affaires Étrangères et de l'Environnement (Contribution au colloque UNESCO-environnement, Rio de Janeiro, 1992) ; édition anglaise Parthenon Publishing, U.K. 1992.
- BAUDRY, J., 1989. Colonization of grassland under extensification by hedgerow species. In The Brighton Crop Protection Council - Weeds. British Crop Protection Council, Vol. 2 : 765-774.
- BAUDRY, J., 1991a. - Rôle des échelles dans la perception des changements d'utilisation des terres. In MULON, C. (ed.) *Seminar 4 Le transfert d'échelle*. ORSTOM éditions, 425-438.
- BAUDRY, J., 1991b - Changement d'utilisation des terres agricoles en Basse Normandie : un point de vue agro-écologique. In *Réaffectation des terres agricoles : transferts d'usage, mutation des paysages*. Séminaire SRETIE/LASA, Caen.
- BAUDRY, J., & ASSELIN, A., 1991 - Effects of low grazing pressure on some ecological patterns in Normandy. Agricultural land abandonment and its role in conservation. INTECOL Seminar, Zaragoza. *Options méditerranéennes*, 15 : 103-110.
- BAUDRY, J., & BUREL, F., 1984. - Landscape project : Remembrement, landscape consolidation in France. *Landscape Planning*, 11 : 235-241.
- BENNETT, A.F., 1990. - Habitat corridors and the conservation of small mammals in a fragmented forest environment. *Landscape Ecology*, 4, 109-122.
- BLONDEL, J., & CHOISY, J.R., 1983. - Biogéographie des peuplements d'oiseaux à différentes échelles de perception : de la théorie à la pratique. *Acta Oecologica Acol. Gener.* 4 : 109-122.
- BUREL, F., 1989. - Landscape structure effects on carabid beetles spatial patterns in Western France. *Landscape Ecology*, 2 : 215-226.
- BUREL, F., 1991 - *Dynamique d'un paysage : réseaux et flux biologiques*. Thèse de doctorat d'État, Université de Rennes, 236p.
- BURROUGH, P.A., 1981 - Fractal dimensions of landscapes and other environmental data *Nature* 294 : 240-242.
- CLERGEAU, P., 1981. - Dynamique des dortoirs d'Étourneaux *Sturnus vulgaris* dans le Bassin de Rennes. *Aulauda*, 49 : 13-24.
- CLERGEAU, P., 1989. - Vers une gestion des populations d'oiseaux ravageurs ; l'exemple de l'Étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*). *Courrier de la cellule environnement INRA*, 9, 11-17.
- CLERGEAU, P., 1990. Evolution des populations d'Étourneaux dans l'Ouest de la France, vers une lutte intégrée. *11ème Conf. Int. sur les ravageurs des cultures. Annales de l'ANPP*, 1 : 193-199.
- EYBERT, M.C., 1980. - Dynamique de la reproduction de la Linotte mélodieuse (*Acanthis cannabina*) sur une lande bretonne. *Bull. Ecol.*, 11 : 543-558.
- EYBERT, M. C., 1985. - *Dynamique évolutive des passereaux des landes armoricaines. Cas particulier : étude d'une population de Linotte mélodieuse Acanthis cannabina L.* Thèse de doctorat d'État, Université de Rennes, 336p.
- EYBERT, M. C., 1987. *Approche de la modélisation de la dynamique d'une population de Linotte mélodieuse (Acanthis cannabina) en Bretagne*. Colloque national CNRS, Biologie des populations, 553-560.
- FORMAN, R.T.T., & BAUDRY, J., 1984. - Hedgerows and hedgerow networks in Landscape Ecology. *Environ. Manage.* 8 : 499-510.
- FORMAN, R.T.T., GALLI, A.E., & LECK C.F., 1976. Forest size and avian diversity in New-Jersey Woodlots with some land use implication. *Ecologia (Berlin)* 26 : 1-8.
- FORMAN, R.T.T., & GODRON, M., 1986. - *Landscape ecology* John Wiley and sons, 619 p.
- FREEMARK, K. E., & Merriam, H.G., 1986. - Importance of area and habitat heterogeneity to birds assemblages in temperate forest fragments. *Biol. Conserv.*, 36 : 115-141.

- INRA, ENSA et Université de Rennes, 1976.— *Les bocages : Histoire, Écologie, Économie*. C.R. table ronde CNRS : les écosystèmes bocagers
- JACOBS, J., 1974.— Quantitative measurement of food selection a modification of the forage ratio and Ivlev's Electivity Index. *Ecologia*, 14: 413-417.
- KOESTLER, A., 1967. *The ghost in the machine*. Macmillan, New-York.
- KOLASA, J. & PICKETT, S.T.A., (eds) 1991.— *Ecological heterogeneity*. Springer Verlag New York, 332p
- KRUMMEL, J.R., GARDNER, R.H., SUGIHARA, G., O'NEILL, R.V. & COLEMAN, P.R., 1987.— Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*, 48: 321-324.
- LEFEUVRE, J.C., 1979.— Les études scientifiques, un préalable indispensable à la restructuration foncière et à l'aménagement des zones agricoles bocagères. In LEFEUVRE, J.C., LONG, G. & RICOU, G. (eds), *Les connaissances scientifiques écologiques, le développement et la gestion des ressources et de l'espace*. Écologie et Développement, CNRS ed., 169-192
- MACMAHON, J.A., PHILIPPS, D.L., ROBINSON, J.V., & SCHIMPF, D.J., 1978.— Levels of biological organization : an organism-centered approach. *Bioscience*, 28: 700-704.
- MANDELBROT, B., 1984.— *Les objets fractals*. Flammarion, Paris 203 p.
- MAY, R.M., 1989.— Levels of organization in ecology. In CHERRETT J.M. (ed.), *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp 339-363.
- MAY, R.M., & SOUTHWOOD, T.R.E., 1990. Introduction. In Shorrocks, B. & Swingland, I.R., (eds), *Living in a patchy environment*. Oxford university press, 1-22.
- MERRIAM, G., & LANOUE, A., 1990.— Corridor use by small mammals : field measurement for 3 types of *Peromyscus leucopus*. *Landscape Ecology*, 4: 123-133.
- MILES, J., 1987.— Vegetation succession : past and present perceptions. In GRAY, A.J., CRAWLEY, M.J. & EDWARDS, P.J. (eds.) *Colonization, succession and stability* 26th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications, London, pp 1-29.
- MILNE, B.T., 1988.— Measuring the fractal geometry of landscapes. *Applied Mathematics and computation* 27: 67-76.
- MILNE, B.T., 1991.— Lessons from applying fractal models to landscape patterns. In TURNER, M.G., & GARDNER, R.H., *Quantitative methods in landscape ecology*. Springer-Verlag : 199-235.
- MILNE, B.T., & FORMAN, R.T.T., 1986 — Peninsulas in Maine : woody plant diversity, distance, and environmental patterns. *Ecology*, 67: 967-974.
- MOILLER, A.P., 1982. Characteristics of Magpie (*Pica pica*) territories of different duration. *Ornis scand*, 13: 94-100.
- O'NEILL, R.V., 1989.— Perspectives in hierarchy and scale. In ROUGHGARDEN, J., MAY, R.M. & LEVIN, S.A., (eds.) *Perspectives in ecological theory*. Princeton University Press, Princeton, N.J. pp 140-156.
- O'NEILL, R.V., TURNER, S.J., CULLINAM, V.I., COFFIN, D.P., COOK, T., CONLEY, W., BRUNT, J., THOMAS, J.M., CONLEY, M.R., & GOSZ, J., 1991.— Multiple landscape scales : an interstate comparison. *Landscape Ecology*, 5: 137-144.
- O'NEILL, R.V., KRUMMEL, J.R., GARDNER, R.H., SUGIHARA, G., JACKSON, B., DEANGELIS, D.L., MILNE, B.T., & TURNER, M.G., 1988 — Indices of landscape pattern *Landscape Ecology*, 1: 153-162.
- O'NEILL, R.V., DE ANGELIS, D.L., WALDE, J.B. & ALLEN, T.F.H., 1986.— *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton University, NJ, Press, 253 p
- PALMER, M.W., 1988.— Fractal geometry : a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio*, 75: 91-102.
- PEITGEN, H.-O., & SAUPE, D., (eds.), 1988.— *The science of fractal images*. Springer-Verlag, New-York. 312p.
- PETIT, S., 1991.— *Diffusion des populations dans un paysage en réseau*. DEA de biologie des populations et éco-éthologie. Université de Rennes, 30p.
- PHIPPS, M., BAUDRY, J., & BUREL, F., 1986.— Ordre topoécologique dans un espace rural, les niches paysagiques C.R. Acad. Sc Paris, T. 302, Série 3, 20: 691-696.
- POLLARD, E., HOOPER, M.D., & MOORE, N.W., 1974.— *Hedges* W. Collins and sons, London, 256 p
- RICCI, J.C., 1983.— Suivi d'un lacher de lièvres d'importation (*Lepus europaeus*) au moyen de la télémétrie : mortalité, dispersion et utilisation de l'espace. *Acta Oecologica, Ecol. Applic.*, 4: 31-46
- ROBBINS, C.S., DOWELL, B.A., DAWSON, D.K., COLON, J., ESPINOZA, F., RODRIGUEZ, J., SUTTON, R. & VARGAS, T., 1987.— Comparison of neotropical winter bird populations in isolated patches versus extensive forest. *Acta Oecologica (Ecol. Gener.)*, 8: 285-292
- SAUNDERS, D.A., & HOBBS, R.J., (eds) 1991. *Nature conservation 2 : the role of corridors*. Surrey Beatty & Sons, Australia. 442p.
- SENFT, R.L., COUGHENOUR, M.B., BAILEY, D.W., RITTENHOUSE, L.R., SALA, O.E. & SWIFT, D.M., 1987.— Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*, 37: 789-799.
- SHUGART, H.H., 1990 Ecological models and the ecotone. In NAIMAN, R.J. & DÉCAMPS, H. (eds). *The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones*. Parthenon Publishing, London, 23-26.
- SIMPSON, G.G., 1969.— Species density of North American recent mammals. *Syst Zool.*, 13: 57-73.
- SUGIHARA, G., & MAY, R.M., 1990.— *Applications of fractal in ecology*. T.R.E.E. 5: 79-86.
- THIELE, H.U., 1964.— Ökologische untersuchungen an bodenbewohnenden coleopteren einer heckenlandschaft. *Z. Morphol. Oekol.*, 75: 537-586
- TINBERGEN, J.M., 1981. Foraging decisions in starlings *Sturnus vulgaris*. *Ardea*, 69: 1-67.
- TOUFFET, J., 1980. Recherches phytocologiques sur les landes armoricaines : travaux effectués depuis 1973. *Bulletin d'écologie*, 11: 251-268
- TURNER, M.G., & GARDNER, R.H., 1991.— *Quantitative methods in landscape ecology*. Springer Verlag, 536p
- TURNER, M.G., DALE, V.H. & GARDNER, R.H., 1989.— Predicting across scales : Theory development and testing *Landscape Ecology*, 3: 245-252.
- URBAN, D.L., O'NEILL, R.V. & SHUGART Jr, H.H., 1987 — Landscape ecology. *BioScience*, 37: 119-127.
- WIENS, J.A., 1989.— Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3: 385-397
- WIENS, J.A., & MILNE, B.T., 1989.— Scaling of 'landscapes' in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective. *Landscape Ecology*, 3: 87-96.



ÉTUDE TYPOLOGIQUE DU BOU REGREG (MAROC) : LES MILIEUX AQUATIQUES ET LEURS PEUPELEMENTS EN MACROINVERTÉBRÉS*

Mohammed Aziz EL AGBANI¹ Mohamed DAKKI¹ & Michel BOURNAUD²

¹Institut Scientifique, Département de Zoologie et Ecologie animale, Charrat Ibn batouta B.P. 703, RABAT AGDAL, Maroc

²Université Claude Bernard, LYON I, URA CNRS 1451 « Ecologie des eaux douces et des grands fleuves »,
43 boulevard du 11 novembre 1918, 69622 VILLEURBANNE CEDEX, France.

SUMMARY (original scientific paper)

TYPOLOGICAL STUDY OF THE BOU REGREG (MOROCCO) - THE AQUATIC MACROINVERTEBRATE COMMUNITIES AND THEIR ENVIRONMENT.

The Bou Regreg hydrological system (Middle Atlas, Morocco) is mainly temporary. This work deals with the spatial distribution of the benthic macroinvertebrates. 17 representative stations are characterized by 48 species of Trichoptera, Ephemeroptera, Plecoptera and Coleoptera Elmidae, and by 13 environmental semiquantitative variables. The typological structure is obtained by a Correspondence Analysis (CA) when based on the fauna and by a Multiple Correspondence Analysis (MCA) when based on the environmental features. These two structures are very similar, with a strong longitudinal organization. Group 1 - 3 upstream stations in rather cool temporary spring brooks; group 2 - 3 stations in temporary brooks with large thermal range; group 3 - 10 medium and low coarse stations, with high temperatures and severe spaces. The similarity of both the faunistic and environmental typologies makes it possible to represent the ecological niche and the habitat range of the 48 sampled species simultaneously. 7 faunistic groups are distinguished according to their ecological characteristics. The temporary character of most stations is not expressed by particular species. This is partially due to the chosen analysis of data. The main features of the communities are a low specific richness and a strong thermophilous character.

KEY WORDS: Morocco - Biotypology - Streams - Macroinvertebrates - Ecological niche.

RÉSUMÉ (travail original)

Le réseau hydrographique du Bou Regreg (Moyen Atlas, Maroc), caractérisé par son caractère globalement temporaire, est exploré du point de vue de la répartition spatiale des macroinvertébrés benthiques. 17 stations représentatives sont caractérisées par leur faune de Trichoptères, Éphéméroptères, Plécoptères et Coleoptères Elmidae (maximum des effectifs atteints au cours d'un cycle annuel, en 1982-1983) ainsi que par 13 variables de milieu semi-quantitatives. La structure biotypologique, obtenue à l'aide d'une analyse des correspondances, est pratiquement identique à la structure mésologique, obtenue à l'aide d'une analyse des correspondances multiples. Elle s'organise principalement suivant une évolution amont-aval. Groupe 1 : 3 stations amont, émissaires temporaires de sources relativement fraîches ; groupe 2 : 3 stations en ruisseaux temporaires avec une forte amplitude thermique ; groupe 3 : 10 stations des cours moyen et inférieur à température élevée et crues violentes. La très grande similitude des typologies basées respectivement sur la faune et sur les conditions mésologiques, permet de visualiser la niche écologique et l'amplitude d'habitat des 48 espèces rencontrées. 7 groupes faunistiques apparaissent alors, classés suivant leur écologie. Il n'existe cependant pas d'espèces caractéristiques des stations temporaires. Ceci est en partie dû au choix de l'analyse des données. Les caractéristiques essentielles des peuplements sont une faible diversification et une thermophilie marquée.

MOTS CLÉS: Maroc - Biotypologie - Cours d'eau - Macroinvertébrés - Niche écologique.

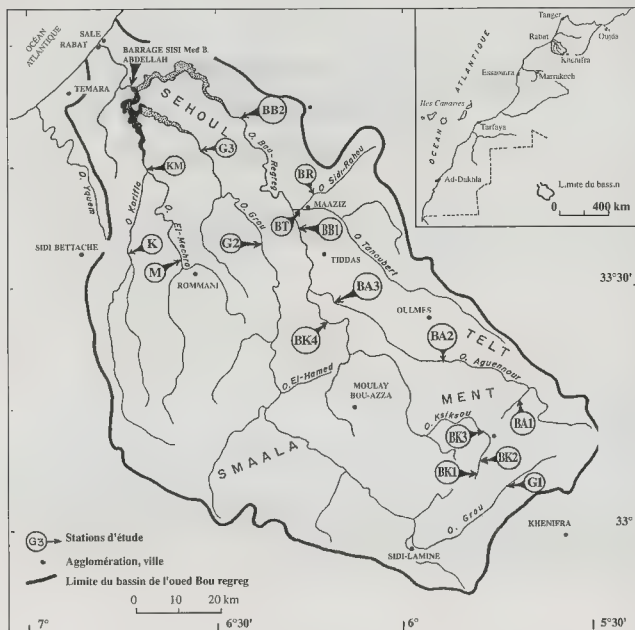


FIG. 1.—Localisation géographique des 17 stations d'étude. *Geographical location of the 17 sampling stations*

INTRODUCTION

Dès les premières prospections hydrobiologiques au Maroc, les milieux temporaires se sont révélés très fréquents parmi les eaux courantes. Il est apparu alors qu'une bonne connaissance du fonctionnement des écosystèmes lotiques marocains ne peut être acquise sans une étude approfondie de ces eaux temporaires. Or les premières études biotypologiques concernent un réseau atlantique

presque totalement permanent (DAKKI, 1987). Il est donc particulièrement justifié de s'intéresser au Bou Regreg, dans lequel les biotopes temporaires sont largement dominants (EL AGBANI, 1984).

Au moyen d'un schéma de typologie spatiale des peuplements de ce bassin, nous tentons de mettre en évidence les facteurs écologiques qui en régissent la distribution. Quelques comparaisons seront ensuite faites avec les résultats trouvés dans le haut Sebou.

TABLEAU I.- Caractéristiques des stations étudiées. *Features of the sampled stations*

Caractéristiques des stations						
Stations	Altitude de la station en m	Distance aux sources en km	t mini °C	t maxi °C	Nature du substrat	Végétation du bassin
BK1	1350	1	4,5	19,6	Quartzite	Chênes
BK2	1240	4	7,2	19,8	Quartzite	
BK3	1085	15	7,4	26,5	Granite	Cultures
BK4	331	108	10,8	28,6	Argile, schiste, calcaire, quartzite	Lauriers, végétation dégradée
BA1	1050	5	4,8	19,8	Quartzite	Chênes
BA2	.649	78	8,2	28,3	Basalte, flysch gréseux	Thuya, chêne liège
BA3	335	93	9,0	30,2	Argile, schiste calcaire, quartzite	Thuya, végétation dégradée
BR	240	23	12,0	27,4	Argile, gypse	Cultures
BT	210	57	11,5	28,6	Argile, gypse	Cultures
BB1	200	128	11,8	30,8	Argile, gypse	Cultures
BB2	51	182	11,5	33,0	Schiste, calcaire, grès dunaire	Cultures
G1	918	13	7,8	28,6	Flysch gréseux	Cultures
G2	200	147	11,4	30,2	Flysch gréseux, argile, gypse	Cultures
G3	100	175	11,2	32,7	Flysch gréseux	Thuya, cultures
K	175	53	7,4	28,4	Flysch gréseux	Thuya
M	286	44	12,6	28,2	Argile, gypse	Cultures
KM	60	88	12,8	33,0	Argile gréseux	Cultures

Codes	Paramètres	Modalités	Limites
AL	Altitude	1	> 600 m
		2	≤ 600 m
LA	Largeur	1	≤ 1 m
		2	2-5 m
		3	> 5 m
LI	Limons	1	< 5 %
		2	≥ 5 %
VP	Végétation aquatique	1	absente
	phanérogamique	2	présente
VA	Végétation aquatique	1	absente
	alguaire	2	présente
VR	Végétation rivulaire	1	rives nues
	arborée	2	ripisylve dispersée
		3	ripisylve dense
TI	Température minimale absolue	1	4,0 - 7,9°C
		2	8,0 - 10,9°C
		3	≥ 11,0°C
TA	Température maximale absolue	1	≤ 23°C
		2	23 - 29°C
		3	> 29°C
VI	Vitesse moyenne du courant	1	< 25 cm/s
		2	26 - 39 cm/s
		3	> 40 cm/s
PO	Pollution organique	1	faible
		2	moiyenne
		3	forte
DE	Débit en dehors des crues	1	< 0,5 m³/s
		2	1 - 2 m³/s
		3	3 - 10 m³/s
		4	> 10 m³/s
CR	Crues	1	peu violentes
		2	violentes
TI	Caractère temporaire de l'écoulement	1	temporaire
		2	semi-temporaire
		3	permanent

MATÉRIEL ET MÉTHODES

LE BASSIN VERSANT

D'une forme elliptique au grand axe orienté NW-SE, le bassin versant de l'Oued Bou Regreg a une superficie de 9700 km². Il est drainé par l'Oued Bou Regreg et ses deux principaux affluents, l'Oued Grou et l'Oued Korfla (Fig. 1). L'une des principales particularités du réseau hydrographique du Bou Regreg réside dans la nature pétrographique du substrat de son bassin versant. La dominance, à travers le bassin, d'un substrat cristallin (schistes gréseux et quartzites) est à l'origine de l'absence d'importantes nappes aquifères qui donneraient de vraies exurgences permanentes comme en pays calcaires. De ce fait, le régime hydrologique des cours d'eau est sous la stricte dépendance des précipitations, aboutissant à une majorité de stations temporaires à semi-temporaires.

Naissant à des altitudes moyennes, ne dépassant pas 1500 m, les sources sont généralement de petite taille et temporaires. Elles subissent, dès les premiers mètres de leurs parcours, le réchauffement du à l'insolation, de ce fait, les eaux fraîches se limitent aux sources du haut

TABLEAU II - Codes et définitions des modalités des paramètres mésologiques étudiés.

Coding and definitions of the modalities of the environmental variables

TABLEAU III. Tableau des modalités prises par les paramètres mésologiques des stations.
Table of the modality values for the environmental variables of the stations

Stations	Paramètres												
	AL	LA	LI	VP	VA	VR	TI	TA	VI	PO	DE	CR	TT
BK1	1	1	1	2	2	3	1	1	2	1	1	1	1
BK2	1	1	1	2	1	3	1	1	1	1	2	1	1
BK3	1	2	1	2	2	3	1	2	.	2	3	1	2
BK4	2	3	2	1	2	2	2	2	2	2	3	2	1
BA1	1	1	.	1	1	3	1	1	2	1	1	1	1
BA2	1	3	.	1	2	3	2	2	3	1	3	2	2
BA3	2	3	2	1	2	2	2	3	3	2	3	2	2
BR	2	2	2	1	2	1	3	2	2	2	2	2	1
BT	2	2	2	1	2	1	3	2	2	3	2	2	1
BB1	2	3	2	1	2	1	3	3	2	2	4	2	3
BB2	2	3	2	1	1	1	3	3	3	2	4	2	3
G1	1	2	2	1	2	2	1	2	2	2	3	1	1
G2	2	3	2	1	.	1	3	3	3	2	4	2	1
G3	2	3	2	1	1	2	3	3	3	2	4	2	1
K	2	2	2	1	2	3	1	2	2	2	3	1	1
M	2	2	2	2	2	1	3	2	1	2	2	1	1
KM	2	2	2	1	1	1	3	3	3	2	3	2	1

cours, tandis que tout le reste du réseau connaît durant toute la période sèche (3 à 5 mois, de mai-juin à septembre) un fort réchauffement de ses eaux, en raison de la forte exposition au soleil et des faibles débits d'étiage. C'est ainsi que les eaux de certains secteurs du bas cours peuvent atteindre des températures de 33°C (EL AGBANI, 1984).

Les activités humaines dans le haut bassin ont conservé un caractère traditionnel où l'élevage et les cultures non irriguées sont pratiquement les seules activités agricoles. Dans le moyen et le bas cours, ces activités sont plus intenses et les fertilisants des sols sont de plus en plus employés. Ces observations nous ont permis d'affecter aux stations un degré de contamination organique potentielle (PO dans les tableaux II et III) due au bétail dans les hauts cours et aux activités agricoles dans le moyen et le bas cours. Nous avons affecté la modalité 1 à toutes les stations où la concentration en phosphates ne dépassait pas 0,01 mg/l, la modalité 2 à celles où cette concentration était comprise entre 0,05 et 0,15 mg/l et la modalité 3 à la seule station BT où cette concentration a atteint 0,37 mg/l.

Les agglomérations sont généralement de petite taille et leur impact potentiel sur les cours d'eau devrait être relativement faible. Les seuls secteurs sensibles pourraient être près des villages de Maaziz et Rommani.

STATIONS D'ÉTUDE

17 stations ont été choisies pour l'étude typologique de ce réseau (FIG. 1). Un plus grand intérêt a été porté au Bou Regreg proprement dit (11 stations) qui montre le maximum de conditions écologiques différentes.

Le choix de ces stations a été effectué selon plusieurs paramètres régionaux et locaux, en particulier l'altitude, les paramètres morphodynamiques (débit et vitesse du courant), les paramètres thermiques (températures maximales et minimales), le boisement et la nature pétrographique du bassin versant, l'intensité des perturbations humaines.

PARAMÈTRES MÉSOLOGIQUES

Plusieurs paramètres du milieu ont été relevés sur le terrain dans le but de rechercher leur influence sur la répartition de la faune benthique. Le tableau I présente les caractéristiques mésologiques générales des différentes stations d'étude.

Pour rechercher une structure mésologique du réseau, nous n'avons retenu que 13 paramètres (TAB. II et III), particulièrement ceux susceptibles de jouer un rôle de facteur biologique. Chacun de ceux-ci est exprimé par 2 à 4

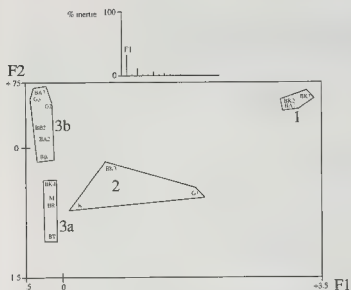


FIG. 2 — Structure biotypologique du Bou Regreg : 17 stations sur le plan F1 x F2 d'une AFC sur le tableau faunistique des macroinvertébrés. Légende des stations : voir figure 1 1 à 3 = groupes biotypologiques de stations.

Biotypological structure of the Bou Regreg River : F1 x F2 factorial map for 17 stations, from a CA processed on the faunistic table
Stations : cf. Fig. 1 1 to 3 : biotypological groups of stations

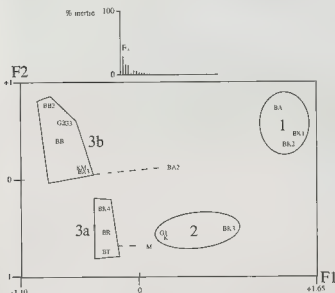


FIG. 3 — Structure mésologique du Bou Regreg : 17 stations sur le plan F1 x F2 d'une ACM sur le tableau mésologique 1 à 3 = groupes typologiques, basés sur les ressemblances faunistiques (cf. Fig. 2).

Environmental structure of the Bou Regreg River : F1 x F2 factorial map for 17 stations, from a MCA processed on the environmental table
1 to 3 : typological groups, based on the faunistic similarities (Fig. 2)

modalités (TAB. II). On obtient ainsi une matrice à « 35 modalités x 17 stations » (TAB. III). Ces variables semi-quantitatives seront traitées en variables qualitatives par une Analyse Factorielle des Correspondances Multiples (ACM), suivant la méthode élaborée par LEBART *et al.* (1977), puis TENENHAUS & YOUNG (1985).

PARAMÈTRES FAUNISTIQUES : LES MACROINVERTÉBRÉS

La macrofaune benthique a été prélevée quantitativement dans les 17 stations étudiées. 6 campagnes ont été menées, séparées par environ deux mois, au cours d'un cycle annuel, depuis février 1982 jusqu'à janvier 1983. Chaque échantillon de faune dans une station à une date donnée se compose de six prélèvements unitaires effectués sur une surface de 250 cm² à l'aide d'un filet de type « Surber », dans des milieux les plus différents possible. La surface totale ainsi inventoriée est de 0,15 m² par station.

Nous n'avons retenu ici que les groupes faunistiques les mieux connus des points de vue écologiques et taxonomiques, identifiables jusqu'à l'espèce, soit les Trichoptères, les Éphéméroptères, les Plécoptères et les Coléoptères Elmides.

L'abondance d'une espèce sur l'ensemble des 6 campagnes est exprimée par le maximum annuel de son abondance dans chaque station (DAKKI, 1985, 1986, 1987), afin de privilégier la comparaison spatiale d'espèces dont les effectifs varient fortement et irrégulièrement suivant la saison. Cette méthode est d'autant plus justifiée ici que les biotopes étudiés peuvent être soit permanents soit temporaires.

On obtient ainsi une matrice de « 48 espèces x 17 stations » (TAB. IV), où chaque espèce est représentée dans chaque station par sa densité maximale annuelle dans la station.

Ces données ont été traitées par Analyse Factorielle des Correspondances (AFC). Une partie des calculs a été exécutée à l'aide du logiciel ADECO de CHESSEL *et al.* (1990)

RÉSULTATS

STRUCTURE BIOTYPOLOGIQUE BASEE SUR LES MACROINVERTÉBRÉS

L'AFC du tableau faunistique (TAB. IV) permet d'exprimer la structure biotypologique du Bou Regreg sur le plan F1 x F2 des stations (FIG. 2). On y observe principalement les différences « amont-aval » rencontrées habituellement dans les études biotypologiques des eaux courantes (VERNEAUX, 1973 ; GIUDICELLI *et al.*, 1980 ; MOUTHON, 1980 ; GONZALEZ DEL TANAGO *et al.*, 1981 ; DIA, 1983 ; EL AGBANI, 1984 ; DAKKI, 1987...). Le F1, avec 32,5 %

TABLEAU IV.— Répartition des espèces sur le plan F1 x F2 mésologique (ACM Fig. 3).
 Le côté des carrés est proportionnel à la densité maximale annuelle des espèces en chaque station.
Species distribution on the environmental F1 x F2 map (CMA Fig. 3).
The side of the squares is proportional to the maximum annual abundance of the species in each station

ESPÈCES	STATIONS															M	BM
	BA1	BA2	BA3	BA4	BA1	BA2	BA3	BR	BT	BB1	BB2	G1	G2	G3			
TRICHOPTÈRES																	
<i>Ecnomus decaptor</i> McL.		2	.1	32		21	9	77		12	39	1	3	22	2	9	2
<i>Hydropsyche maroccana</i> Navas			97	94		273	298	146	65	110	449	3	42	404	31	74	53
<i>Hydropsyche pellucidula</i> Curtis	2	29	243	5	8	16	18	1				7	1		30	25	
<i>Cheumatopsyche atlantica</i> Navas			6			59	9										
<i>Orthotrichia angustella</i> McL.			8			1		.		1	1			1			1
<i>Oxyethira undulata</i> McL.			9			7		1			1			1		1	
<i>Allothrips pallicornis</i> Eaton															1		
<i>Ceraclea dissimilis</i> Steph.						1											
<i>Mytacidites azurea</i> L.			2			3	1										
<i>Setodes acutus</i> Navas			3	1		7	1	.		1	1			26	1		1
<i>Trinodes conspersus</i> Ramb.											1						
<i>Mesophylax asperus</i> Ramb.	8	35	30		12	1						3					
<i>Chimarra marginata</i> L.	1		2			319	7					1	1				
<i>Padonella vaudeti</i> Décaups	1		12			22	3			5	1			2	1		.
<i>Psychomyia pusilla</i> Fabr.						2											
<i>Tinodes wuereri</i> L.	1	3	98			6									1		
<i>Rhyacophila munda</i> McL.			1														
<i>Cynurus maroccanus</i> Boto.															1		
EPHÉMÉROPTÈRES																	
<i>Baetis neglectus</i> Navas				18		29	182	16	1	27	54		7	315	22		179
<i>Baetis pavidus</i> Grandi	11		470	448	25	673	251	901	999	370	318		71	791	272	730	142
<i>Baetis rhodani</i> Pict.	294	128	206	7	224	17	4	5				104	181		4		
<i>Baetis</i> sp. (spe. <i>pavidus</i>) Grandi																	
<i>Centropilum peninsulare</i> Etn			3			1	1				1			1	1		50
<i>Cleoon dipterum</i> L.	1	1	2					3						1	2	1	8
<i>Proclonus</i> sp.			2					1									
<i>Cuenis luctuosus</i> Burn.		3	270	103		132	629	148	1	225	192	3	453	477	133	156	679
<i>Ephemerella ignita</i> Foda	10		5								1	1					
<i>Ephemerella glaucipes</i> Pict.							1				1				1		
<i>Ecdyonurus rothschildi</i> Navas			3	20		150	194			8	64	1	1	107	28	27	26
<i>Rhyacogenia</i> sp.											6			5			
<i>Choroterpes cf. puncti</i> Etn			5	22		166	183		2	15	84	4	6	182	19	45	75
<i>Choroterpes Euthraulus</i> sp.						2								2	4		3
<i>Habropeltis fusca</i> Curt.	1	3			3												
<i>Oligoneuripsa shrounate</i>																	
Dakki & Guad.	1							28	9				3			2	
<i>Ephoron virgo</i> OL				10		84	183			31	61			131			10
PLÉCOPTÈRES																	
<i>Capnia</i> sp.												1				3	
<i>Capnoscia pettiervae</i> Aub.	1	26	2	1		5				1		11	26		248	2	
<i>Tyrhenoleuctra laegeri</i> Aub.						1		1				55	6		1	1	1
<i>Leuctra</i> sp.		64															
<i>Protonemura algerica</i> Aub.	1					2											
<i>Nemoura</i> sp.	1					2											
<i>Euperla ochracea</i> Kulbe							1										
<i>Hemiteles flaviventris</i> Hoff						1	1					5	5		1		
<i>Isoperla</i> sp.		8															
<i>Brachyptera auberi</i> Conagl	19					10											
COLÉOPTÈRES ELMIDES																	
<i>Etolus pygmaeus</i> Ph. Müll.						4				1	3			1	1		
<i>Oulimnius rivularis</i> Rosenhau.	7	6															
<i>Stenelmis consobrina</i> Dufour			1			13	1		1		1				2	1	

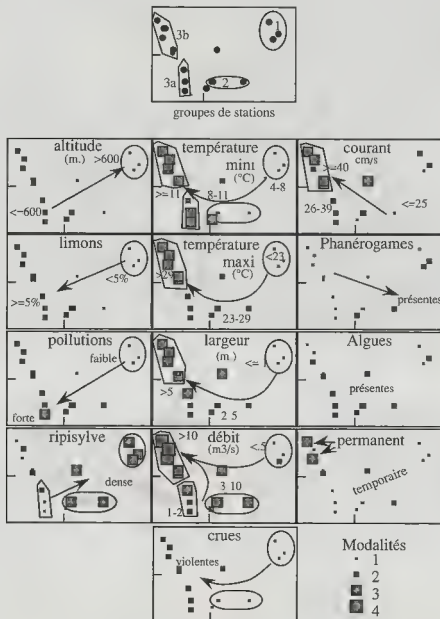
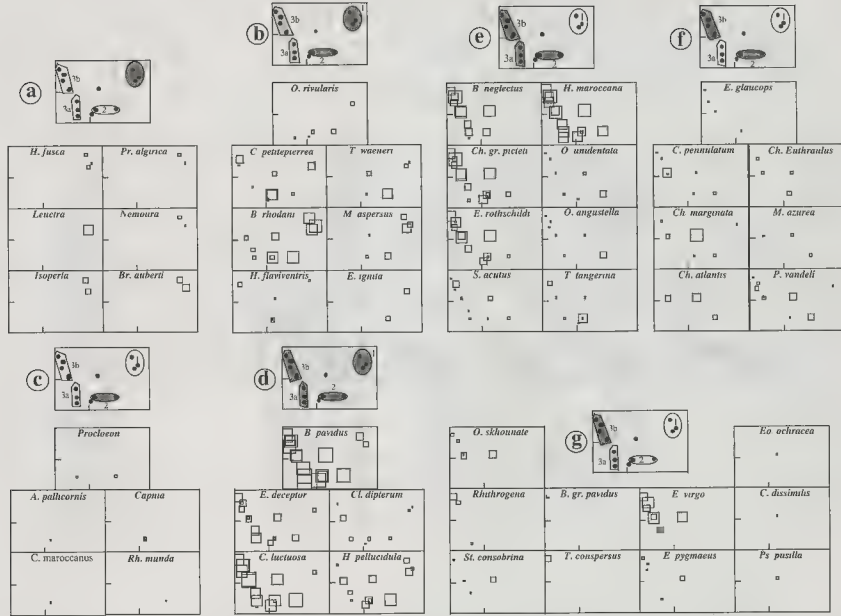


FIG. 4.- Interprétation de la structure mésologique du Bou Regreg : projection des modalités des paramètres mésologiques sur le plan F1 x F2 des stations (ACM : cf. FIG. 3). Signification des modalités : voir tableau II. Les flèches concrétisent le sens des variations.

Signification of the environmental structure of the Bou Regreg River : the modalities of the environmental variables are plotted on the F1 x F2 map of the stations (MCA : cf. FIG. 3) Modalities : see table II. The arrows show the direction of the variations



de l'inertie sépare en effet toutes les stations amont. Trois groupes principaux de stations ($n^{\circ} 1$ à 3) apparaissent alors, fondés sur les différences amont-aval des peuplements de macroinvertébrés. Le facteur F2, avec 13,9 % d'inertie, rend compte de différences faunistiques plus faibles entre les autres stations (groupes 3a et 3b).

STRUCTURE MÉSOLOGIQUE

Le plan F1F2 de l'ACM sur le tableau des variables mésologiques affectées aux stations (TAB. III) montre aussi (Fig. 3) une organisation amont-aval des stations visible sur le F1 (inertie 34 %). On obtient en effet 3 groupes de stations très proches de ceux définis par l'analyse faunistique (Fig. 2). Seules les stations M et BA2 sont éloignées respectivement des groupes 3a et 3b. Ces deux stations ont donc des caractéristiques mésologiques plus proches des conditions amont que ne le laissaient prévoir leur faune. Globalement on constate toutefois une très bonne adéquation entre les typologies faunistique et mésologique.

Les caractéristiques mésologiques mesurées dans des stations que la faune de macroinvertébrés définit comme appartenant au même groupe sont donc similaires. Cette concordance des structures mésologiques et biologiques a déjà été trouvée à propos du haut Sebou (DAKKI, 1987), mais elle est bien plus nette pour le Bou Regreg.

On peut préciser les caractéristiques de ces groupes en projetant sur le plan mésologique de la figure 3 les modalités des 13 variables (Fig. 4). Les variables les plus explicatives, à la fois mésologiquement et faunistiquement, sont les paramètres morphodynamiques et hydrauliques (altitude, débit, vitesse, caractère temporaire), les paramètres thermiques (température maximale du mois le plus chaud et température minimale du mois le plus froid) et les pollutions.

Les caractéristiques mésologiques de ces groupes de stations sont les suivantes :

groupe 1 : il regroupe des petits émissaires de sources temporaires du haut Bou Regreg (stations BK1, BA1 et BK2), bien ombragées et aux eaux relativement fraîches (températures hivernales souvent inférieures à 8°C ; températures estivales atteignant à peine 20°C).

Groupe 2 : il est représenté par les deux ruisseaux temporaires G1 (haut Grou) et K (cours moyen de l'oued Korifla) et du ruisseau semi-temporaire BK3 (haut Bou Regreg). Ces milieux subissent de fortes amplitudes de

variations thermiques annuelles, comme dans les stations du groupe 3, mais ils s'en distinguent par leurs températures hivernales relativement basses (7 à 8°C) et leur stabilité hydrologique hivernale (crues peu violentes).

Groupe 3 : il correspond aux stations des cours moyens et inférieurs des oueds Bou Regreg, Grou et Korifla. Ces biotopes se caractérisent par des températures hivernales élevées (9 à 13°C) et des crues violentes. Les stations M et BA2 sont intermédiaires, surtout BA2, par ses températures plus basses, entre les groupes 1 et 3.

Le groupe 3a (stations BT, BR et BK4) correspond à des milieux temporaires où les faciès léntiques sont très prépondérants, les températures estivales sont moyennes et le débit d'étiage est très faible. Ces milieux subissent (à l'exception de la station BK4) l'impact des affleurements triasiques salins et gypsifères (augmentation temporaire de la salinité et de la turbidité, colmatage du substrat, etc.). De plus les stations M et BT reçoivent des rejets urbains respectivement des agglomérations de ROMMANI & MAAZIZ.

En revanche, le groupe 3b (stations BA3, KM, BB1, G2 G3 et BB2) rassemble des cours d'eau à prédominance de substrats grossiers et des faciès lotiques (coursant et débit élevés) et aux températures estivales très élevées (29 à 33°C). Notons dans ce groupe la présence des deux seules stations permanentes du réseau (bas Bou Regreg).

TYPOLOGIE MÉSOLOGIQUE DES PEUPELEMENTS DE MACROINVERTÉBRÉS

La très grande similitude des typologie de stations basées sur les macroinvertébrés et les variables mésologiques mesurées constitue la preuve que ces variables ont une réelle importance écologique. Les 3 groupes de stations définis ont ainsi une signification à la fois faunistique et mésologique (Fig. 2 et 3). Il s'en suit que la cartographie de l'abondance des espèces dans les stations disposées sur le plan F1F2 mésologique (Fig. 3) est pertinente. Elle consiste à projeter sur les points de ce plan l'abondance de chacune des espèces (Fig. 5). Elle décrit alors de façon optimale à la fois la répartition et l'écologie des espèces, soit leur niche écologique dans le bassin du Bou Regreg. Elle visualise leur amplitude d'habitat vis-à-vis des gradients mésologiques identifiées comme importants pour la faune. Cette pratique permet en outre d'étudier simultanément l'autécologie et la synécologie des espèces à l'échelle du réseau du Bou Regreg (DAKKI, 1987).

Fig. 5 - Distribution stationnelle des espèces par projection de leurs abondances (en log-) sur le plan mésologique F1 x F2 des stations (ACM Fig. 3)

a à g : groupements faunistiques d'espèces à distribution mésologique et stationnelle voisine. Les groupes de stations préférées sont hachurés. Stational distribution of the macroinvertebrate species. The numbers (log-) are plotted on the environmental F1 x F2 map of the stations (CMA Fig. 3).

L'ordre des espèces sur le facteur F1 de l'AFC faune rapproche les espèces dont la répartition stationnelle est voisine. Cet ordre a donc été choisi sur la figure 5 pour la présentation des espèces. Des coupures effectuées dans cette séquence permettent de définir 7 groupements faunistiques, de a à g (Fig. 5).

Groupe a : *Brachyptera auberti*, *Isoperla* sp., *Leuctra* sp., *Nemoura* sp., *Protonemura algerica* et *Habrophlebia fusca*. Toutes ces espèces sont exclusives du groupe 1 des stations, correspondant à des petits émissaires de sources temporaires des hauts cours, bien ombragés, à eaux fraîches.

Groupe b : *Ephemerella ignita*, *Baetis rhodani*, *Mesophylax aspersus*, *Tinodes waeneri*, *Hemimelaena flaviventris*, *Capnioneura petitepierreana* et *Oulimnius rivularis*. Ces espèces, préférentielles des groupes de stations 1 et 2, sont inféodées aux petits émissaires et rivières temporaires ou semi-temporaires des hauts cours, sténothermes à hiver tempéré et à écoulement lent.

Groupe c : *Rhyacophila munda*, *Cyrnus maroccanus*, *Allotrichia pallicornis*, *Capnia* sp. et *Procladius* sp. Ces espèces affectionnent, avec de faibles abondances, les stations du groupe 2, représentant des petites rivières des cours moyens, hémisténothermes, bien ombragées, tempérées et à faciès lénitique prédominant.

Groupe d : *Coenis luctuosa*, *Baetis pavidus*, *Clæon dipterum*, *Ecmonus deceptor* et *Hydropsyche pellucidula*. Ce sont les espèces les plus ubiquistes dans le réseau du Bou Regreg ; elles sont présentes dans les quatre groupes de stations.

Groupe e : *Tyrhenoleuctra tangerina*, *Orthotrichia angustella*, *Oxyethira unidentata*, *Hydropsyche maroccana*, *Setodes acutus*, *Ecdyonurus rothschildi*, *Choroterpes* cf. *picteti* et *Baetis neglectus*. Ce sont des espèces qui affectionnent les rivières chaudes de basse et moyenne altitudes.

Groupe f : *Paduniella vandeli*, *Mystacides azurea*, *Cheumatopsyche atlantis*, *Chimarra marginata*, *Ephemerella glaucops*, *Centroptilum pennulatum* et *Choroterpes (Euthraulus)* sp. Ces espèces sont inféodées aux rivières chaudes, non perturbées de basse et moyenne altitudes, eurythermes à hémisténothermes.

Groupe g : *Trienodes conspersus*, *Psychomyia pusilla*, *Ceraclea dissimilis*, *Ephoron virgo*, *Oligoneuriopsis skounate*, *Baetis* sp., gpe *pavidus*, *Rhithrogena* sp., *Stenelmis consobrina*, *Eolus pygmaeus* et *Eoperla ochracea*. Les espèces de ce groupement sont présentes presque exclusivement dans le groupe 3b des stations, représentées par des rivières chaudes de basse altitude à faciès lotique prédominant.

DISCUSSION

Les peuplements macroinvertébrés des eaux courantes marocaines sont plus pauvres que ceux de l'Europe ; plusieurs explications de ce phénomène ont été avancées (DAKKI, 1987). Le Bou Regreg est l'un des réseaux marocains les plus pauvres en faune ; comparés à ceux du haut Sebou, les peuplements de ce cours d'eau sont nettement moins diversifiés, excepté pour les Plécoptères (EL AGBANI, 1984). Par ailleurs, il faut noter une nette prédominance dans le Bou Regreg des formes thermophiles, la rareté des taxons d'eau fraîche et l'absence totale des espèces inféodées aux sources permanentes froides. Ces phénomènes trouvent leur explication dans la forte baisse de débit et le fort réchauffement, voire les assèchements, que connaît la grande majorité des biotopes de ce réseau, en plus de l'absence de grandes résurgences pérennes. En effet, les sources et leurs émissaires sont tous de faible taille et leurs eaux se réchauffent dès les premiers kilomètres de parcours ; de plus, beaucoup de ces biotopes sont temporaires. Les Plécoptères, pratiquement les moins thermophiles parmi les groupes étudiés, prédominent dans ces biotopes, principalement grâce à leur faculté de restreindre leur phase de vie larvaire à la période fraîche du cycle hydrologique. Cette même faculté permet à certains d'entre eux (*Tyrhenoleuctra tangerina* et *Capnioneura petitepierreana*) de coloniser en hiver des biotopes de basse altitude qui se réchauffent en été.

L'interprétation, de la structure biotopologique d'une part et de la distribution de la faune sur la structure mésologique d'autre part, a permis de confirmer l'intervention privilégiée de la température dans la détermination des successions écologiques en eaux courantes, phénomène sur lequel ont déjà insisté de nombreux auteurs : DESPAX (1927), IDE (1935), KAMLER (1965), DÉCAMP (1967), HYNES (1970 et 1971), SOWA (1975), WARD & STANFORD (1979) et 1982, EL AGBANI (1984), DAKKI (1985 et 1987). On constate en outre une prédominance dans le bassin d'espèces thermophiles relativement banales.

Le caractère temporaire est relativement peu exprimé dans la structure biotopologique (il n'apparaît pas dans cette structure de « groupements d'eaux temporaires » individualisés), peut-être à cause précisément de la prédominance des cours d'eau temporaires dans le réseau. Certains peuplements de ce type de milieux, où prédominent les Plécoptères, se regroupent vers l'extrémité « fraîche » du gradient thermique. Il est vraisemblable que les particularités de ces cours d'eau temporaires apparaîtraient dans leur étude temporelle saisonnière, volontairement occultée dans le présent travail destiné à mettre en évidence les différences uniquement spatiales.

En référence au schéma de zonation des eaux courantes médio-européennes, les sources et leurs émissaires seraient comparables à l'hyporhithron, mais les plus longs

ruisseaux de ce type ne dépassent pas 5 km de parcours. Tout le reste du réseau serait comparable au potamon et il n'y a ni vrai crénon, ni épirhithron. Par ailleurs, plusieurs faciès décrits dans les cours inférieur et moyen du Sebou (DAKKI, 1987) n'existent pas dans le Bou Regreg.

BIBLIOGRAPHIE

- CHESSEL, D., THIOULOUSE, J., AUDA, Y., BEFFY, J.L. & DOLEDEC, S. 1990.— *Analyse et expression graphique des données écologiques*. Trav. P.I.R.E.N. « Vallées fluviales », URA CNRS 367, Univ. Lyon I, 183 p.
- DAKKI, M., 1985.— Sur le choix des données en biotypologie des eaux courantes par l'analyse factorielle des correspondances. *Bull. Ecol.*, 16(4) : 283-296
- DAKKI, M., 1986.— Biotypologie et gradient thermique spatio-temporel, étude sur un cours d'eau du Moyen Atlas (Maroc). *Bull. Ecol.*, 17(2) : 79-85.
- DAKKI, M., 1987.— Écosystèmes d'eau courante du haut Sebou (Moyen Atlas) : études typologiques et analyses écologique et biogéographique des principaux peuplements entomologiques. *Trav. Inst. Sci., Série Zool.*, Rabat, 42 : 99 p
- DECAMPS, H., 1967 — Introduction à l'étude écologique des Trichoptères des Pyrénées. *Annls Limnol.*, 3 : 101-176.
- DESPAX, R., 1927.— Observations biologiques en montagne. Recherches sur les facteurs de la distribution des organismes. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 61 : 126-142.
- DIA, A., 1983.— *Recherches sur l'écologie et la biogéographie des cours d'eau du Liban méridional*. Thèse de Doctorat ès-Sciences, Université de Marseille : 302 p.
- EL AGBANI, M.A., 1984.— *Le réseau hydrographique du bassin versant de l'Oued Bou Regreg (Plateau central Marocain). Essai de biotypologie*. Thèse de 3ème cycle, Université Claude Bernard, LYON I : 147 p
- GIUDICELLI, J., DIA, A. & LEGIER, P., 1980.— Etude hydrobiologique d'une rivière de région méditerranéenne, l'Argens (Var, France) : habitats, hydrochimie, distribution de la faune benthique. *Hydragen tot de Dierkunde*, 50(2) : 303-341.
- GONZALEZ DEL TANAGO, M. & GARCIA DE JALON, D., 1981.— Estudio de la estructura biotipologica del Rio Jarama. *Boletín de la Estación central de Ecología* ; 19 : 33-51.
- HYNES, H.B.N., 1970.— The ecology of stream insects. *Annls. Rev. Entomol.*, 15 : 2-42
- HYNES, H.B.N., 1971.— Zonation of the invertebrate fauna in a West Indian stream. *Hydrobiologia*, 38(1) : 1-8.
- IDE, F.P., 1935.— The effect of temperature on the distribution of the Mayfly fauna of a stream. *Bull. Ont. Fish. lab.*, 50 : 1-76
- KAMLER, E., 1965.— Thermal conditions in mountain waters and their influences on the distribution of Plecoptera and Ephemeroptera larvae. *Ekol. Pol.*, 13 : 377-414
- LEBART, L., MORINEAU, A. & TABART, M., 1977.— *Techniques de la description statistique, méthodes et logiciels pour la description des grands tableaux*. Dunod, Paris : 351 p.
- MOUTHON, J., 1980.— *Contribution à l'écologie des Mollusques des eaux courantes - esquisse biotypologique et données écologiques*. Thèse de Doctorat ès-Science, Université de Paris 6 : 169 p
- SOWA, R., 1975.— Ecology of mayflies (Ephemeroptera) of running waters in the Polish part of the Carpathians. I. Distribution and quantitative analysis. *Acta hydrobiol.*, 17 : 223-297.
- TENEHAUS, M. & YONG, F.W., 1985.— An analysis and synthesis of multiple correspondence analysis, optimal scaling, dual scaling, homogeneity analysis and other methods for quantifying categorical multivariate data. *Psychometrika*, 50(1) : 91-119
- VERNEAUX, J., 1973.— *Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie*. Thèse de Doctorat ès-Science, Université de Besançon : 260 p.
- WARD, J.V. & DUFFORD, R.G., 1979.— Longitudinal and seasonal distribution of macroinvertebrate and epilithic algae in Colorado spring brookpond system. *Arch. Hydrobiol.*, 86 : 284-321
- WARD, J.V. & STANFORD, J.A., 1979.— Ecological factors controlling stream zoobenthos with emphasis on thermal modification of regulated streams. In : WARD, J.V. & STANFORD, J.A. (eds), *The ecology of regulated stream*, Plenum, New York : 35-55.
- WARD, J.V. & STANFORD, J.A., 1982.— Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annl. Rev. Entomol.*, 27 : 97-117.



ANALYSES D'OUVRAGES

François RAMADE.— *Les fascicules du Plan Bleu n° 3 : Conservation des écosystèmes méditerranéens. Enjeux et perspectives.* PNUE-CAR/PB 1990. Ed. Economie, 144 pages, 1991. Prix : 100 Frs.

L'objectif du Plan Bleu du PNUE, plan d'action pour la Méditerranée, convention pour la protection contre la pollution, est de prévoir l'avenir de la Méditerranée tout en agissant sur ses facteurs de dégradation. Le Plan lui-même n'est qu'un outil, avec une méthodologie de scénarios pour les 30 années à venir. Les scénarios prennent différents types de croissance en compte, selon que l'évolution des pays côtiers sera plus ou moins de type industriel.

Les fascicules sont destinés à fournir les données de base nécessaires aux évaluations ; le n° 3 concerne les différents types d'écosystèmes, les menaces qui pèsent sur eux, les mesures de conservation du patrimoine à appliquer. Des annexes, sous forme de listes, sont ajoutées à l'ouvrage.

Un bilan des espèces menacées précède celui de la protection accordée à un certain nombre de réserves par les divers états riverains. Les causes de la dégradation sont largement explicitées, de même que les critères à utiliser pour porter remède à cette situation et les mesures qui doivent en découler.

Un essai de prospective complète l'ensemble, par la présentation des scénarios possibles.

Germaine RICOU

Philippe DESBROSSES.— *La terre malade des hommes : la bio-révolution.* - Ed. du Rocher, 218 pages, 1990. Prix : 95 Frs.

Ce livre qui suit le « krack alimentaire » est, à l'heure de la bio-révolution, un manifeste contre la science sans conscience.

C'est un livre documenté et chaleureux comme son auteur, écrit dans un style dynamique, qui entraîne le lecteur sur les voies de la biotechnologie dont la prétention est de recréer un monde meilleur mais inquiétant sur le plan biologique. Un livre à lire, surtout par les scientifiques, pour les amener à une saine vision des choses ou par ceux qui, ayant déjà des doutes, ont besoin de conforter leurs idées et de trouver des arguments techniques.

Replacer les valeurs à leur juste niveau dans l'évolution des sociétés dominées par les technologies est indispensable face à l'obsession de la croissance, de la rentabilisation de la vie, de l'idolâtrie du gigantisme encouragée par la publicité.

L'importance de l'information est mise au premier plan, en matière de biologie, jusqu'alors limitée à la biomasse et à l'énergie ; c'est la vie, avec tous les faux concepts diffusés, les faux slogans, les faux comptes (comme ceux de l'agriculture).

L'objet du livre est de s'interroger sur la préservation de la vie, un bon sujet pour tous ceux qui sont écologistes (ou se prétendent tels à l'heure actuelle).

Germaine RICOU

D. THOMAS-BAUZON, E. KIFFER, G. PIZELLE & E. PETITDEMANGE.— *Fixation d'azote et cellulolyse.* Presses Universitaires de Nancy, NANCY. Un volume, 89 pages, 1990. Prix : 90 Frs

Ce livre traite de deux activités microbiennes essentielles : la fixation de l'azote (bactérienne) et la cellulolyse (bactérienne et fongique). De fait, la fixation de l'azote moléculaire et la décomposition de glucides complexes comme la cellulose conditionnent la vie de nombreux végétaux et animaux. Ces activités microbiennes interviennent également et plus globalement dans le fonctionnement des systèmes agricoles et écologiques à travers les cycles biogéochimiques. Elles revêtent ainsi une importance capitale dans les sols, et tout particulièrement dans les sols forestiers où l'azote peut être un facteur limitant et où la fraction cellulosique prédomine.

Les auteurs, après avoir recensé dans la première partie l'ensemble des travaux réalisés dans ces deux domaines, consacrent la seconde partie à une analyse critique fine des méthodes utilisées jusqu'à présent, pour cultiver et identifier les micro-organismes fixateurs d'azote et cellulolytiques et pour mettre en évidence les nitrogénases et les cellulases. Les auteurs passent ainsi en revue les facteurs à prendre en compte dans l'étude de la croissance et de l'activité enzymatique de ces micro-organismes, en soulignant la difficulté de suivre simultanément les nitrogénases et les cellulases. Ils insistent cependant sur la nécessité d'étudier les associations mutualistes et vont même au-delà en posant principalement deux questions : des organismes à la fois fixateurs d'azote et cellulolytiques existent-ils ? Peuvent-ils être mis en évidence ?

Cet ouvrage, résolument pragmatique et constructif, riche en références bibliographiques (28 pages sur 89), constitue sans aucun doute un outil précieux dans ce type de recherche. Il est d'un intérêt évident en agronomie, mais également en écologie, puisqu'il amène à s'interroger sur le cumul des fonctions chez les organismes dans les écosystèmes.

L. PALKA

P. ACOT. — *Écologie et environnements*. Un volume relié sous couverture pelliculée couleur (28,5 x 19,5 cm). Collection La Science et les hommes, Editions Messidor-La Farandole. 128 pages, 1991. Prix : 140 Frs.

Divisé en trois chapitres, cet ouvrage traite des rapports entre les êtres humains et leur environnement.

Refusant l'idée qu'à l'origine la nature était le paradis du vivant, P. Acot démontre dans le mythe d'Eden, titre du premier chapitre, que, depuis l'aube de l'humanité, les hommes n'ont cessé de transformer la nature par le travail. D'où la place importante qu'il consacre à la présentation de la préhistoire récente soulignant, d'une part, les débuts de l'artificialisation de l'environnement avec l'apparition des premiers outils, de la chasse, de la collecte, de l'habitat, et, d'autre part, les premières atteintes à l'environnement engendrées par le processus de domestication des espèces animales et végétales et la naissance du phénomène urbain, sources de pratiques socio-économiques (esclavage, écriture, troc...).

Le deuxième chapitre montre les contradictions de la modernité. Les sociétés humaines contemporaines maîtrisent les technologies industrielles et agricoles les plus raffinées mais les individus voient leur qualité de vie se dégrader progressivement. Au-delà des solutions à apporter aux divers problèmes de pollutions et nuisances, de catastrophes et risques

technologiques, l'auteur s'interroge sur une nouvelle forme de « justice dans la Cité ».

Développant cette réflexion vers un domaine d'application plus concrètes, le troisième chapitre est consacré au sauvetage de la « Planète bleue ». L'auteur montre que, si les résultats de la recherche en écologie permettent de concevoir des stratégies salvatrices dans les rapports des hommes à leur environnement, il convient également de trouver des méthodes pour produire en économisant les ressources naturelles (énergie solaire, recyclage des déchets, développement durable...) et pour apporter solution aux diverses « grandes menaces » (déficit de la couche d'ozone, pluies acides, déforestation des forêts tropicales humides...). Dans une brève conclusion, P. ACOT souligne que l'écologie n'est pas seulement une discipline scientifique mais un mode de pensée, un courant philosophique et politique qui impose un choix de société afin d'établir des relations libres et responsables entre les hommes.

Par sa présentation originale (le texte est agrémenté de définitions de termes scientifiques, de biographies de savants, d'extraits d'ouvrages littéraires et scientifiques, de données statistiques), par la richesse et la variété de son illustration (photographies d'objets et sites anciens, d'espaces ruraux et urbains, de catastrophes écologiques, reproductions de tableaux) et par son style agréable, ce livre constitue un intéressant ouvrage de vulgarisation.

G. HUMBERT

Flashage et impression par

**PARA
GRAPHIC**

31240 L'UNION (Toulouse)

Tél. (16) 61.74.27.67

Dépôt légal : Août 1992

QUETZAL
COMMUNICATIONS
ÉDITION SCIENTIFIQUE
CRÉATION GRAPHIQUE
CARTOGRAPHIE - P&G
26, rue des Colibris
92119 Cligny
(1) 47.36.24.48



Ce numéro du Bulletin d'Écologie a été réalisé
par QUETZAL COMMUNICATIONS
pour la Société d'Écologie

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1^{er} janvier 1990)

Le *Bulletin d'Ecologie* publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée, émanant des membres de la Société d'Ecologie. Les articles des collègues étrangers peuvent être rédigés en anglais, allemand, italien ou espagnol.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages du *Bulletin*, figures, tableaux bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 1 à 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 X 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

- Le titre ;
- Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
- L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
- Le résumé en français et le « summary » en anglais d'une vingtaine de lignes dactylographiés chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
- La traduction en anglais du titre, ainsi que sa traduction en français si l'article est écrit dans une autre langue ;
- Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
- Une proposition de titre courant, en français, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
- Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et de ceux des auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
- Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être cliqués directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en deux langues dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format du *Bulletin*, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution*. Wiley and Sons, Chichester: 175 p.

GARAY, J. & NATAF, L., 1982.— Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. In : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes I : 320 p.



Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations sous Mac Draw™ peuvent être utilisées. Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5 1/4 dépassant 700 Ko.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).

Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à deux lecteurs. Les textes proposés pour la Tribune, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

TARIF ABONNEMENT POUR LE TOME 23

PARTICULIERS :	Cotisation	Abonnement	Total
FRANCE ET C.E.E	150 F	275 F	425 F
AUTRES PAYS	150 F	350 F	500 F
Étudiants et Stagiaires	50 F	140 F	190 F

COLLECTIVITÉS :	H.T	T.V.A. 2,1 %	T.T.C
FRANCE	509,30 F	10,70 F	520 F
Agence et libraires (remise 10 %)	458,37 F	9,63 F	468 F
ÉTRANGER	528,89 F	11,11 F	540 F
Agences et libraires (remise 10 %)	476,00 F	10,00 F	486 F

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

c/o Secrétariat Faune-Flora,
57 rue Cuvier - 75231 PARIS Cedex
Tél. 43.36.54.22
C.C.P. 30 279 62 D.L.A. SOURCE

Les correspondances concernant le *Bulletin d'Ecologie* devront être adressées directement à :

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

Laboratoire d'Ecologie Générale

Muséum National d'Histoire Naturelle

4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy

Téléphone : 60.46.48.51. Télécopie : 60.46.57.19.

IMPORTANT : Les cotisations et abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE.

